505.44
58656
8 9
115

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ.

505.44
9e ser.
t. 19
1914

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

NEUVIÈME SÉRIE

TOME XIX

228831

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1914

Tous droits de reproduction, de traduction et d'adaptation
réservés pour tous pays.

88e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. XIX. N° 1.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XIX. — N° 1.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)

1914

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en Janvier 1914.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent en 12 cahiers par an

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

---

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs

---

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (en cours de publication).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume ..... 15 fr.
22 volumes ..... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Etranger..... 30 fr.

ANATOMIE COMPARÉE
DE LA TÊTE ET DE L'APPAREIL VENIMEUX
CHEZ LES SERPENTS

Par Mme MARIE PHISALIX

Il n'existe pas d'étude d'ensemble de l'appareil venimeux des Serpents montrant la constitution de cet appareil, les chaînons qui en réunissent les différentes formes et les rapports existant entre les plus simples d'entre elles et les dispositions réalisées déjà chez les Serpents non venimeux.

Les travaux, cependant très nombreux, qui ont trait au sujet sont ou bien des monographies portant sur des types déterminés, comme la Vipère aspic, le Crotale, le Naja, ou bien se rapportent à une faune locale, ou bien encore à une partie seulement de l'appareil venimeux : glande, dents, musculature.

La plupart même des travaux d'ordre anatomique, ne portant que sur un nombre limité de types, tendent plutôt à exalter les différences, pour les rendre utilisables à la taxonomie, qu'à rechercher les liens unissant les différentes formes par lesquelles est assumée la même fonction.

J'ai pu, grâce aux matériaux fournis par les collections d'herpétologie du Muséum d'histoire naturelle de Paris, mises obligeamment à ma disposition par M. le Professeur Roule, faire une étude d'ensemble de l'appareil venimeux des Serpents, où les données éparses se trouvent reliées entre elles, rectifiées au besoin, et complétées sur la plupart des chapitres que comporte le sujet, notamment sur la musculature, l'innervation et la vascularisation des glandes, les glandes elle-mêmes et le mécanisme de l'inoculation du venin.

L'étude de la tête osseuse et de ses modifications corrélatives

de la fonction venimeuse a été faite dans un précédent mémoire (16) où je n'ai fait qu'effleurer celle des dents, qui doit être complétée en ce qui concerne le développement. L'ordre logique des choses voudrait que, dans cette étude, les glandes, organes intrinsèques de la fonction venimeuse, soient mises en première ligne, mais il en résulterait une interruption fâcheuse pour la description de la charpente osseuse de l'appareil inoculateur, commencée dans le précédent mémoire, et pour la conception qu'on doit avoir de l'appareil venimeux tout entier.

Nous pourrions de même en reporter l'étude à la fin, en achevant d'abord tout ce qui a trait à l'organe extrinsèque de la fonction, l'appareil inoculateur, pour rapprocher ensuite l'étude des glandes de celle de leur sécrétion. Mais ce plan aurait le désavantage d'intercaler la description des nerfs et vaisseaux glandulaires entre celle des muscles et du mécanisme de la morsure et de l'inoculation, ou entre la morphologie des glandes et leur fonction.

Pour ces diverses raisons, nous adopterons dans ce mémoire l'orde suivant :

1° *Développement de l'appareil venimeux et des crochets;*

2° *Forme extérieure et structure de la glande venimeuse ;*

3° *Vaisseaux céphaliques et glandulaires ;*

4° *Nerfs glandulaires et de l'appareil inoculateur;*

5° *Musculature de la tête, et ses modifications corrélatives de la fonction venimeuse* ;

6° *Mécanisme de la morsure et de l'inoculation du venin.*

I. — Développement de l'appareil venimeux des Serpents.

Dans l'exposé général que nous avons fait de la forme et de la structure définitive des dents, envisagées dans leurs rapports avec les modifications de la tête osseuse chez les Serpents, nous avons réservé à dessein le développement des crochets pour le rattacher à celui de la glande venimeuse, ainsi que leur mode de remplacement et de succession, qui relèvent en partie du mécanisme de l'inoculation.

Sur la seconde partie, Weir Mitchell (30) n'a donné à propos du Crotale que l'opinion du Dr Johnston, avec un interpréta-

tion que Ch. Tomes (25), dans son importante étude sur la structure et le développement des dents et des crochets chez tous des Ophidiens, à démontrée être inexacte. Le travail de ce dernier auteur est le plus complet de ceux qui ont paru jusqu'ici sur le même sujet, car l'étude plus récente de Sluiter (21), qui porte sur les Reptiles en général, et celle de Röse (20), qui a trait à Vipera berus seulement, en n'établissant aucun rapport entre les crochets et la glande venimeuse, ne modifient pas les conclusions de Tomes relativement aux Serpents venimeux. Un troisième point fort important, concernant les rapports qui existent entre les glandes labiales supérieures et la glande venimeuse des Colubridæ aglyphes et opisthoglyphes, n'a pas été étudié chez l'embryon, de telle façon qu'on ne saurait dire si la parotide ou glande venimeuse de ces Colubridæ provient d'une différenciation primitive de l'extrémité postérieure et supérieure des glandes labiales, ou naît d'une manière indépendante, ne se fusionnant que plus tard avec la première, par accroissement des deux glandules et engrènement de leurs lobes correspondants.

Mais une étude fort intéressante de H. Martin (12), fondée sur la reconstruction des organes, vient éclairer et coordonner, en les complétant et les rectifiant, les travaux de Tomes et de Röse. Cette étude porte sur *Vipera aspis* et nous montre :

1° Que l'appareil venimeux tout entier se développe, indépendamment des glandes labiales, par un bourgeon épithélial unique. Ce bourgeon primaire donne un bourgeon secondaire situé en dehors, qui se transforme en appareil glandulaire, tandis que le premier évolue vers la formation d'une coque dentaire avec crochets.

Cette notion positive doit nous faire admettre l'indépendance absolue, chez la Vipère, de la glande venimeuse et des glandes labiales supérieures, indépendance confirmée d'ailleurs par la physiologie.

2° Qu'indépendamment de ces formations, il existe un stade transitoire, avec prolongement très accentué de la crête dentaire, contenant douze paires de bourgeons dentaires très réduits qui n'aboutissent pas à un complet développement, ces organes entrant rapidement en régression ;

3° Que les bulbes dentaires des crochets définitifs sont entourés d'une couche de cellules venimeuses épithéliales, issues du bourgeon venimeux. Ces cellules formeront le canal venimeux de la dent et, d'autre part, mettront celle-ci en communication avec le canal venimeux de la glande, par l'intermédiaire de la gaine gingivale.

Développement de l'appareil venimeux chez Vipera aspis.

D'après H. Martin le premier vestige de l'appareil venimeux se rencontre chez l'embryon ayant 39 millimètres de longueur totale. On voit à ce stade, dans la région oculaire, qu'elle dépasse même, un peu en avant, une bande ectodermique longitudinale qui prolifère dans le mésoderme de la mâchoire supérieure. Les cellules épithéliales qui le constituent sont très serrées, et le bourgeon est encore caractérisé par une dépression de l'ectoderme buccal qui semble le soulever.

Au stade suivant (E), correspondant à une largeur de tête de 4 millimètres dans la région oculaire (le premier correspondant à $3^{mm},5$), la formation épithéliale s'est modifiée dans son tiers postérieur : l'extrémité de la bande ectodermique longitudinale s'infléchit en dedans en une saillie libre et incurvée, tandis qu'en dehors se trouve accolée une nouvelle formation paraissant provenir de la première, mais ne se prolongeant pas aussi loin en arrière.

La bande antérieure régulière peut être appelée *crête dentaire primitive*, la seconde *bourgeon venimeux* (fig. 1). Sur la coupe intéressant la crête dentaire primitive et le bourgeon venimeux, on voit deux mamelons intimement unis (fig. 3) : l'externe, le venimeux, un peu plus large; l'interne, le dentaire, renflé en massue, couché sur l'épithélium. Sur toute l'étendue de cette crête, ne se trouve encore aucune trace de papille dentaire, et dans la région maxillaire supérieure aucune formation osseuse.

A un stade (I) qui correspond à une longueur de 6 centimètres de l'embryon et de $4^{mm},5$ de largeur de la tête, on voit (fig. 2) dans la région sous-oculo-maxillaire, les mêmes organes que précédemment : la crête dentaire primitive s'est développée et forme un bourrelet plus saillant qui dépasse un peu en arrière

le bourgeon venimeux ; celui-ci s'est également accru et présente toujours les mêmes rapports.

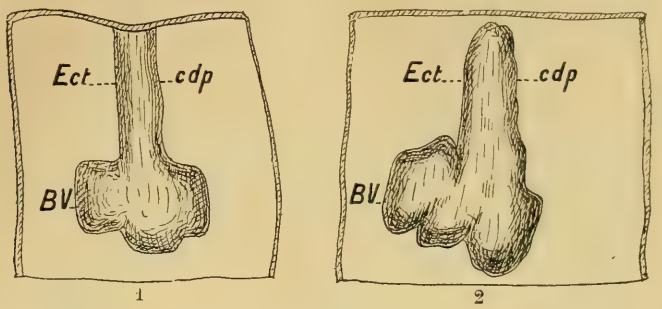


Fig. 1 et 2. — Reconstruction de l'appareil venimeux de la *Vipère aspic*. Gr. 67 diamètre : 1, embryon de 4 millimètres de largeur de tête, côté gauche (Stade E.) ; *Ect*, ectoderme ; *cdp*, crête dentaire primitive ; BV, bourgeon venimeux ; 2, Embryon de 4mm,5 de largeur de tête et de 6 centimètres de long (Stade I). (D'après H. Martin.)

Sur les coupes (fig. 4), on voit la couche ectodermique profonde suivre les deux saillies correspondant à la section du bourgeon venimeux et de la crête dentaire primitive ; les cellules

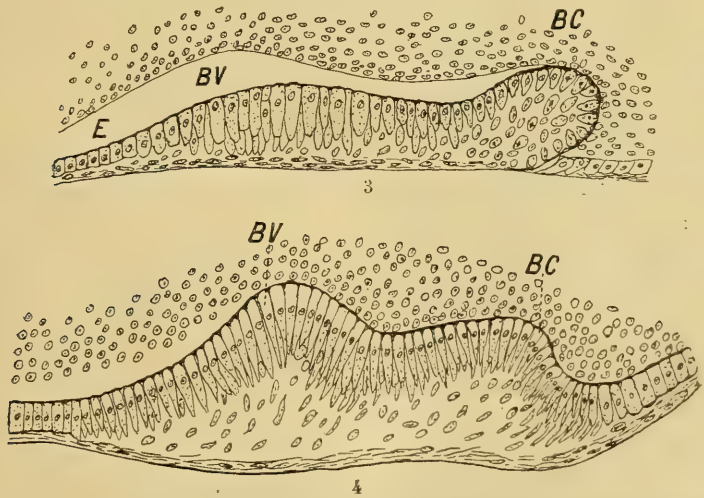


Fig. 3 et 4. — Coupe frontale de la région venimeuse dans le bourgeon maxillaire supérieur gauche de la *Vipère aspic* : E, ectoderme buccal ; BV, bourgeon venimeux ; BC, crête dentaire primitive sur figure 3, bourgeon dentaire sur figure 4 ; fig. 3 (Stade E) ; fig. 4 (Stade I). (D'après H. Martin.)

épithéliales sont très allongées et très serrées et, par leur plateau transparent, touchent le mésoderme. Dans les mamelons, le pied de ces cellules est séparé de la couche ectodermique ex-

terne par une masse d'éléments épithéliaux jeunes, plus petits et moins serrés que les précédents.

Avec le stade suivant (M), correspondant à une longueur totale de 6cm,5 et une largeur de tête de 5 millimètres, apparaît une modification considérable dans l'appareil (fig. 5).

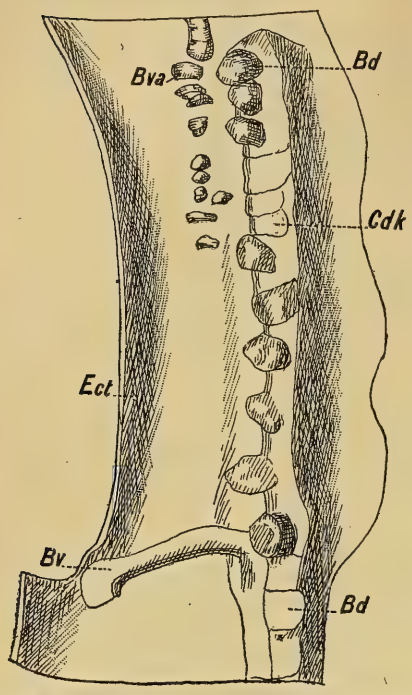


Fig. 5 (Stade M). — Reconstruction sur l'embryon de *Vipère aspic*, long de 6cm,5 : E*ct*, ectoderme ; B*va*, bourgeon venimeux accessoire ; C*dk*, crête dentaire accessoire ; B*d*, germes dentaires ; B*v*, bourgeon venimeux vrai. (D'après H. Martin.)

La crête dentaire primitive s'est développée très en avant, en même temps qu'elle s'élevait. Sur cette crête se montrent douze paires antéro-postérieures de bourgeons dentaires, constitués par une invagination de la partie supérieure et libre de la crête.

Au niveau des six paires antérieures existent à la face profonde de l'ectoderme, en dehors de la crête et parallèlement à elle, des petits mamelons épithéliaux, dont chacun correspond à peu près à une des six premières paires de bourgeons dentaires. H. Martin les désigne sous le nom de *bourgeons venimeux accessoires*.

Quant au *bourgeon venimeux vrai*, c'est à ce stade qu'il commence à se différencier nettement, et que sa valeur morphologique peut être définitivement établie. Il a poussé obliquement en haut et en dehors, se dirigeant par son extrémité libre un peu en arrière : le *pied* de ce bourgeon est en rapport avec la crête dentaire primitive ; sa *tige*, à peu près cylindrique, prolonge le pied ; sa *tête*, légèrement renflée, est à croissance rétrograde. La structure de ces différentes parties est entièrement épithéliale. Les bourgeons dentaires présentent chacun, au sommet de la crête, une paire d'invaginations comblées par du mésoderme.

A ce stade, on voit déjà un travail d'ossification intéressant le maxillaire supérieur et l'os transverse.

Le stade suivant (O) (embryon long de 7cm,6 et 6mm,5 de largeur de tête, fig. 6) est moins compliqué, car on ne retrouve

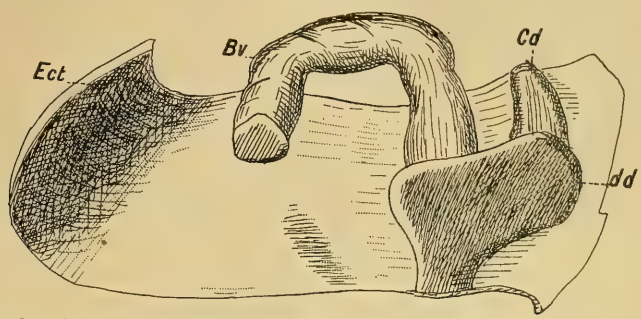


Fig. 6 (Stade O). — Reconstruction sur l'embryon de *Vipère aspic* long de 7cm,6 : *Ect*, ectoderme ; *Cd*, crête dentaire vraie ; *dd*, coque dentaire ; *Bv*, bourgeon venimeux. (D'après H. Martin.)

plus la portion antérieure de la crête dentaire primitive ; elle a complètement disparu, ainsi que ses bourgeons dentaires et les petites saillies épithéliales. H. Martin pense que cette résorption est un fait philogénique qui marque, chez la Vipère, une

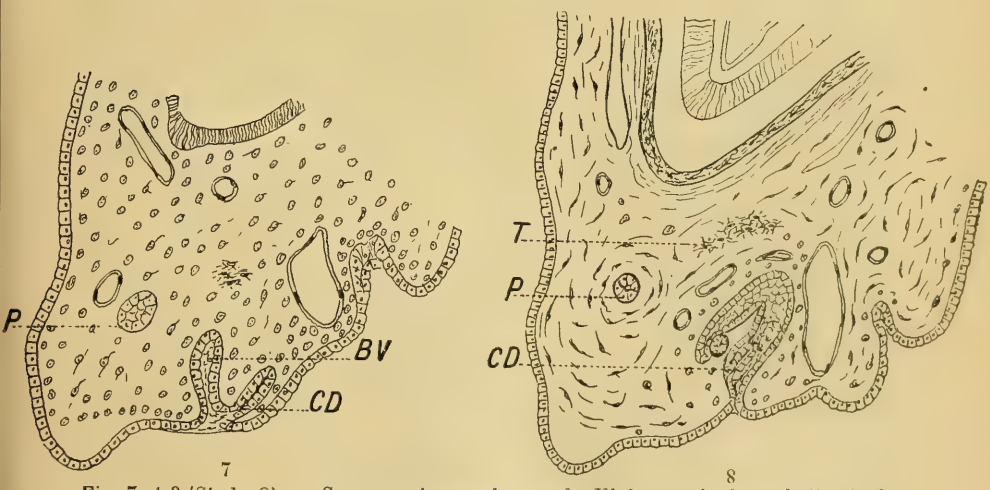


Fig. 7 et 8 (Stade O). — Sur un même embryon de *Vipère aspic*, long de 7cm,6 ; la coupe 7 prise un peu plus en arrière que la cpe n° 8 ; CD, crête dentaire ; BV, bourgeon venimeux ; P, canal glandulaire détaché du bourgeon venimeux ; T, os transverse. (D'après H. Martin.)

série ancestrale de crochets venimeux, occupant une assez grande étendue dans le maxillaire supérieur.

Ce stade se trouve caractérisé par une petite crête dentaire, sorte de mur légèrement incliné en dedans, sans trace de bourgeon dentaire en avant. En arrière cette crête dentaire primitive raccourcie se modifie en un organe, *la coque dentaire*, entourée de mésoderme, attachée par son pied à la face profonde de l'ectoderme, et soudée avec le pied du bourgeon venimeux qui est en dehors d'elle (fig. 7 et 8). Cette coque, de forme sensiblement elliptique, contient les germes de deux crochets disposés transversalement l'un à droite, l'autre à gauche. Ces crochets sont essentiellement constitués par une invagination épithéliale ; la cavité qui en résulte est comblée par du mésoderme ; nous reviendrons d'ailleurs sur leur structure. Le crochet interne est un peu plus développé que l'externe.

Quant au bourgeon venimeux, il s'est beaucoup développé ; le pied s'en est élargi ; libre en avant de la coque dentaire, il est très étroitement soudé avec elle en arrière, tout près de la coque des crochets (fig. 9).

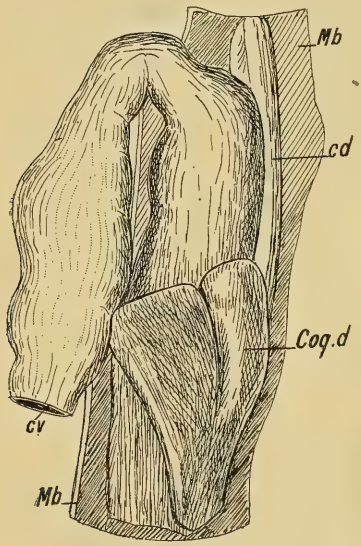


Fig. 9 (Stade S). — Reconstruction sur l'embryon de *Vipère aspic* complètement développé, long de 9cm,8 : *Mb*, muqueuse buccale ; *cd*, crête dentaire : *Coq.d*, coque dentaire ; *cv*, canal venimeux. (D'après H. Martin.)

Ce pied deviendra la gaine gingivale, dans laquelle le crochet définitif plongera plus tard ; la tige, à ce stade, prend les apparences du futur canal venimeux, mais est encore un cylindre plein. A son extrémité libre, la tête, plus renflée, dépasse en arrière la coque dentaire ; elle fournira, à un stade plus avancé, le corps de la glande venimeuse.

Au stade S (longueur totale 9cm,8, largeur de tête 7mm,5) l'appareil venimeux est tout entier développé. Le bourgeon venimeux en arrière est soudé par son pied à la partie externe de la partie correspondante de la coque dentaire, et donne à la coupe la forme d'un *Y* (fig. 10). Le pied de l'*Y* est soudé en arrière à l'épithélium et, plus en avant, va constituer la gaine

gingivale ; au delà la branche inférieure de l'*Y* ne touche plus l'épithélium.

Suivant dans son trajet l'organe venimeux, on le voit se recourber, comme précédemment, en dehors, puis en arrière, et aboutir à une portion de plus en plus renflée, constituant le canal venimeux et la glande venimeuse, située déjà derrière l'œil. La coque dentaire donne l'aspect d'un portion de calotte sphérique à concavité antéro-interne, qui contient les germes de huit crochets.

Les deux crochets les plus développés sont dans le plan inférieur, en rapport avec les deux branches du bourgeon venimeux (fig. 10). Cette coque dentaire se confond par son pied avec le bourgeon venimeux situé en dehors pour aboutir à l'épi-

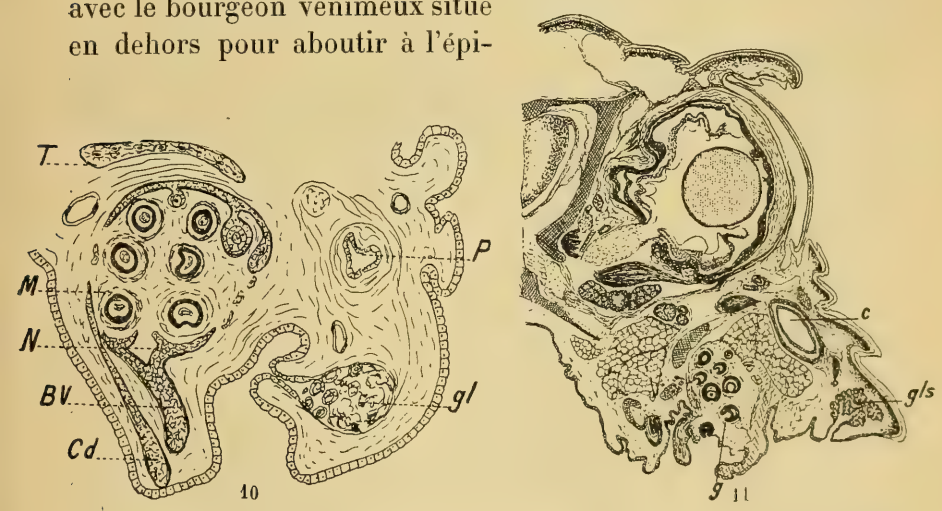


Fig. 10 et 11 (Stade V). — Coupe frontale dans le maxillaire supérieur d'un embryon de *Vipère aspic* de 13cm,2 : BV, bourgeon venimeux qui formera dans cette région la gaine gingivale ; N, cellules venimeuses se détachant du bourgeon venimeux (organe en Y) pour former autour des germes dentaires la couche des cellules venimeuses M ; T, os transverse ; P, canal glandulaire ; *gl*, glande labiale supérieure. (D'après H. Martin.) ; 11, Coupe transversale de la moitié droite de la tête de *Vipère aspic adulte*, au niveau de l'œil ; *g*, germes dentaires ; *c*, canal excréteur de la glande venimeuse ; *gls*, glandes labiales supérieures. (D'après C. Phisalix.)

thélium. Ce point de contact correspond au lieu d'origine de tout l'appareil.

En avant, la coque dentaire se continue par la crête dentaire, plus saillante et plus longue qu'au stade O, mais ne portant pas trace de crochets. Le maxillaire est en voie d'ossification ; il est situé suivant son axe, horizontalement dans la position de

repos, en avant de la coque dentaire, prêt à donner attache aux crochets en formation. L'os transverse, aplati sur ses faces supérieure et inférieure, recouvre tous les organes, sauf le canal glandulaire qui est située en dehors.

La suite de ce développement explique les rapports de l'appareil venimeux avec les organes voisins chez la Vipère adulte, rapports représentés sur la figure 11 par la coupe verticale de la tête dans la région de l'œil.

Développement des crochets et formation du canal venimeux.

Le développement des crochets et leur mode de fixation au maxillaire est le même que celui des dents ordinaires chez tous les Serpents, que les crochets soient pleins, simplement sillonnés, ou canaliculés.

Le germe dentaire consiste, dans tous les cas, en une papille dermique, un organe de l'émail, et une capsule de tissu conjonctif, faiblement développée.

La papille dentaire a une constitution et une origine semblables à celles qu'on rencontre chez les autres Reptiles ou chez les Mammifères; sa hauteur, plus exagérée que chez ces derniers, seule varie. La portion périphérique de cette papille s'organisera en dentine, la portion centrale en pulpe.

L'organe de l'émail, ou organe adamantin, formé par une invagination épidermique, coiffe la papille dans toute sa hauteur et se compose : 1° de cellules allongées ou *cellules de l'émail* constituant l'épithélium interne de l'organe ; 2° d'un lit externe ou réfléchi, qui n'est bien distinct que sur les jeunes germes dentaires. On ne trouve pas entre ces deux couches de pulpe de l'émail comme chez les Mammifères (fig. 12 et 13).

Les cellules de l'émail diminuent de hauteur après la formation de la couche de l'émail pour ne former par la suite qu'un revêtement mince et fragile.

Il est intéressant de signaler le fait que, malgré l'apparition précoce de la couche de l'émail qui précède le soulèvement de la papille, la plupart des auteurs, comme Owen, ont admis qu'il n'existe pas du tout d'émail sur les dents des Serpents. Quant à la capsule dentaire, qui formera le périoste alvéolo-dentaire, elle est simplement formée de tissu conjonctif condensé.

Le développement des dents pleines ne diffère pas de celui qu'on observe chez les autres Vertébrés, et aboutit à une même

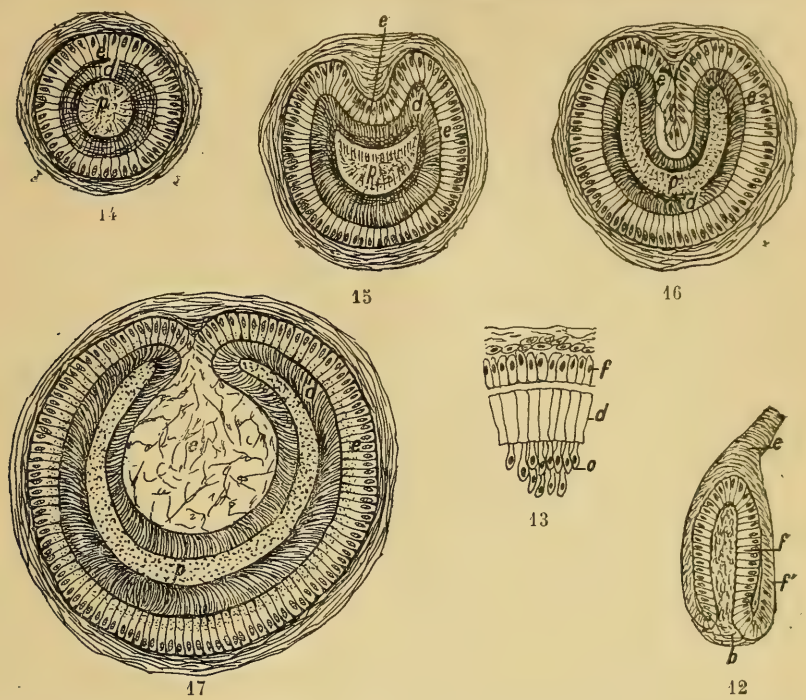


Fig. 12 à 17. — Développement des dents chez les Serpents (D'après Ch. S. Tomes) : 12, Jeune germe dentaire montrant la double assise de cellules constituant originellement l'organe de l'émail ; *e*, cordon épithélial ; *b*, papille dentaire ; *f*, épithélium interne ; *f'*, épithélium externe ; 13, Portion de l'organe de l'émail en coupe transversale montrant en *o* la couche odontoplastique de la pulpe dentaire ; en *d*, une mince couche de dentine ; en *f*, des cellules de l'émail, et en dehors, les cellules de la capsule fibreuse (*chez Tropidonotus natrix*) ; 14, Section transversale d'un très jeune germe dentaire chez *Vipera berus* : il est semblable à celui de tous les Serpents ; 15, Germe un peu plus âgé. Le sillon externe qui deviendra le canal venimeux est déjà indiqué ; mais les cellules *e'* de l'organe de l'émail qui l'occupent ne sont pas encore modifiées ; 16, Germe à un âge plus avancé encore ; 17, Germe au dernier stade. Les cellules de l'organe de l'émail occupant le canal se sont transformées en un tissu étoilé *e'*. Dans toutes les figures, *e* indique les cellules de l'émail ; *e'* les cellules de l'émail tapissant le sillon, puis comblant le canal ; *d*, la dentine ; *p*, la pulpe dentaire.

structure générale. Celui des dents sillonnées ou canaliculées suit le même développement initial, que Tomes a figuré chez Vipera berus ; puis, par un second travail épithélial, la dent acquiert un canal. Au moment où le germe dentaire a encore une section circulaire continue, il est formé, comme le montre la figure 14, de l'intérieur à l'extérieur, par la pulpe dentaire, sa dentine et l'émail. Un peu plus tard, le bourgeon venimeux,

dont le pied forme par sa partie supérieure une double crête, donnant à la coupe la forme d'un Y, correspond par ses deux branches aux crochets situés à droite et à gauche dans la coque dentaire.

Les branches de cet Y envoient à chacun des bulbes dentaires une couche de cellules épithéliales dites venimeuses qui, sur l'étendue de la face inférieure de la dent en formation, creusera une gouttière par invagination dans l'émail.

Parallèlement la pulpe dentaire entourée de sa dentine se déprime en formant un double arc (fig. 15).

Le sillon se creuse progressivement, de telle façon qu'à un âge plus avancé (fig. 16) les deux extrémités de l'arc se rapprochent, de manière à amener au contact par leur bord externe les cellules de l'émail et à fermer ainsi l'espace canaliculaire contenant les cellules épithéliales dites venimeuses.

A partir de ce moment, les cellules de l'émail qui tapissent l'intérieur du canal prolifèrent et perdent leurs caractères primitifs; avec celles de l'intérieur elles finissent par remplir la concavité de cellules rameuses ou réticulées telles que celles qui forment la pulpe de l'émail des Mammifères (fig. 17). Puis ce tissu subit une résorption, laissant libre le canal, ce qui marque un pas vers la disparition des cellules de l'émail.

Une mince couche d'émail est formée à l'extérieur du crochet; mais on voit par la suite du développement que cette couche doit manquer à l'intérieur du sillon ou du canal. Il résulte également des faits précédents que les phases successives du développement du crochet canaliculé des Viperidæ reproduisent les formes définitives du crochet venimeux à sillon ouvert des Opisthoglyphes et plus ou moins fermé des Protéroglyphes.

Les cellules venimeuses enveloppantes du bulbe dentaire forment une couche continue (fig. 10, M) qui reste en rapport par la base du crochet au niveau de l'orifice supérieur du canal dentaire venimeux avec une des branches de l'Y. Plus tard, le crochet, en se développant, descend dans la branche respective latérale de l'Y, puis dans la branche inférieure médiane, situation qui correspond à sa place dans la gaine gingivale.

Les coupes en séries permettent de reconnaître que la

branche inférieure de l'Y aboutit au canal venimeux glandulaire.

C'est dans ce sens seulement que s'effectue la communication du canal venimeux de la glande, qui s'ouvre dans la gaine par la base de son bord antérieur, avec le canal venimeux de chacune des dents successives qui viendront s'implanter sur le maxillaire. Il n'existe pas, comme le pensait Niemann (71), de canal membraneux capillaire réunissant les deux orifices.

Mode de fixation des crochets.

Quand on regarde de face le maxillaire, on voit une sorte de rebord osseux qui s'élève au-devant des crochets et apparaît comme un ciment consolidateur. La fixation de chaque crochet au maxillaire est facilitée par la forme convolutée de la base de la dent, et assurée par le tissu osseux de néoformation qui se développe tant sur le maxillaire que sur la dentine de la dent de remplacement.

Le tissu osseux qui se développe sur la surface du maxillaire correspondant à l'insertion du nouveau crochet est plus spongieux que celui de l'os sous-jacent ; il présente de larges travées, et une structure poreuse assez grossière, qu'on distingue nettement à l'œil nu.

Simultanément à ce développemenî actif de l'os de fixation, la base de la pulpe dentaire, pourvue d'une couche d'odontoblastes, se calcifie, formant une sorte de dentine irrégulière dont les tubes se mêlent à l'os nouvellement formé.

Celui-ci est caduc comme le crochet qu'il a fixé ; il tombe en même temps que lui, tandis qu'une nouvelle production s'échafaude pour celui qui le remplacera.

Mode de succession des crochets.

Ce n'est ni par leur structure, ni par leur développement, mais par leur nombre et leurs relations réciproques que les germes dentaires se distinguent chez les Ophidiens. Y compris la dent qui est en place, on ne trouve, le plus souvent, pas moins de huit dents, quelquefois dix, à différents stades sur une même section perpendiculaire à la longueur du maxillaire, ce qui nécessite un certain arrangement des germes dentaires, en

raison du faible diamètre du maxillaire et de la grande dilatabilité de la bouche. Les germes dentaires, ne pouvant, pour ces raisons, former de séries transversales, se placent presque verticalement l'un au-dessous de l'autre, parallèlement à l'os maxillaire et à la dent en place.

1° *Chez les Colubridæ.*

Chez la plupart des Serpents, et en particulier chez tous les Colubridæ, le lieu de formation des germes dentaires se trouve sur le côté interne de la dent en place.

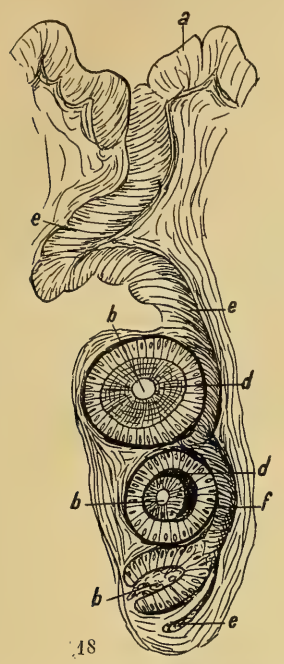
Le bourrelet épithélial qu'on y remarque forme une bande circonscrite, qui s'enfonce dans le mésoderme et atteint la région où se soulèveront les papilles dentaires.

A l'extrémité la plus profonde ou la plus jeune de l'aire germinative, l'invagination épithéliale est en continuité directe avec l'organe de l'émail du germe le plus jeune, tandis que son extrémité terminale, pyriforme, marque la place du plus jeune germe futur. C'est ce que montrent les figures 18 et 19, représentant des coupes de la région chez les Colubridæ (Couleuvre, Cobra). Il existe chez tous ceux-ci, pour un même crochet, une seule série de dents de remplacement, comme pour les dents mandibulaires ou ptérygoïdiennes ; mais la section comprenant la dent en exercice chez le Cobra ne montre pas beaucoup des dents qui lui succéderont, car celles-ci sont situées plus en arrière et couchées, tandis que le crochet est érigé et le maxillaire fixé dans la position horizontale.

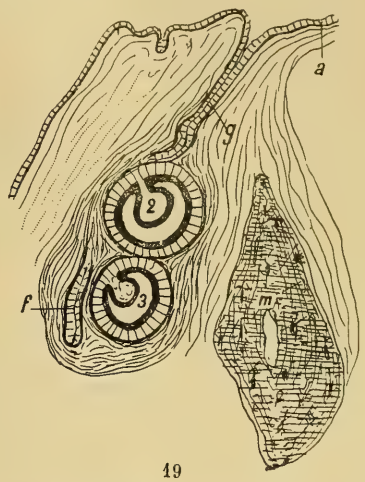
Tous les germes, sauf le successeur immédiat de la dent en place, sont inclus dans une capsule de tissu conjonctif, ou coque dentaire, qui forme une masse oblongue pyriforme, à extrémité amincie et tournée vers le bas. Ce revêtement est particulier aux Ophidiens, de même que le nombre élevé des dents de remplacement qui ne dépassent pas trois chez les autres Vertébrés.

Lorsque la dent de remplacement a atteint une assez grande dimension, elle s'échappe de l'extrémité de ce revêtement et passe vers la dent en exercice, dont l'os de fixation est rapidement miné par le travail de résorption, ce qui en entraîne la chute. La dent nouvelle prend position dans la cavité anfrac-

tueuse, devenue libre, apportant avec elle sa capsule et tout son contenu. Il survient alors, comme nous l'avons indiqué, une rapide néoformation osseuse sur le maxillaire, accompagnée de formation secondaire de dentine sur la base elle-même du crochet.



18



19

Fig. 18. — Section transversale de la mandibule passant par 4 germes dentaires *b* montrant leurs relations avec l'épithélium oral *a* et leur inclusion dans une sorte de capsule commune : *e*, le plus jeune germe est représenté seulement par le bourrelet épithélial ; *f*, cellules de l'émail ; *d*, dentine (chez *Tropidonotus natrix*) ; fig. 19, Section transversale immédiatement derrière le crochet venimeux chez le *Cobra de l'Inde*. Les crochets viennent successivement occuper la même dépression maxillaire que leurs prédécesseurs et, contrairement à ce qui arrive chez les Viperidæ, forment une seule série linéaire, comme chez les Serpents inoffensifs. (D'après Tomes.)

De ses observations sur le Cobra, Tomes déduit un peu hâtivement que le Serpent reste désarmé pendant le temps qui est nécessaire à la soudure osseuse du crochet de remplacement, et que cette circonstance expliquerait la préférence que les charmeurs hindous accordent au Cobra pour leurs exhibitions. Mais, d'une part, ces charmeurs, dans leurs exercices, emploient aussi des Viperidæ comme Daboïa Russellii ; et, s'il existe une seule dépression maxillaire chez la plupart des Protéroglyphes, il n'est par rare d'en rencontrer deux pourvues chacune d'un crochet chez les Najas et les Elaps, alors qu'on n'en rencontre parfois qu'une chez quelques Viperidæ comme l'Atractaspis.

D'autre part, les crochets des deux maxillaires ne se détachent pas forcément d'une manière simultanée ; et de fait, quand on examine un Serpent venimeux, il est exceptionnel de le trouver totalement désarmé.

2° *Chez les Viperidæ.*

Il existe, et c'est là une différence avec les Colubridæ, deux séries de huit germes dentaires en arrière du crochet en exercice. Ces huit germes sont disposés par paires d'âge à peu près égal. D'une manière plus précise, ils alternent de maturité dans chaque série, ce qui est surtout distinct pour les antérieures, de telle façon que la dent dont le développement est le plus avancé se trouve être la plus voisine du crochet en exercice ; c'est donc alternativement une dent de l'une puis de l'autre série qui remplace le crochet.

Cette disposition se rencontre aussi, exceptionnellement, chez les Protéroglyphes comme le *Bungarus Ceylonensis*.

Sur la face inférieure du maxillaire se trouvent deux dépressions dentaires, deux alvéoles, qui seront ainsi occupées tour à tour, et quelquefois simultanément, quand le crochet de remplacement se soude avant la chute du crochet en exercice. Entre les deux crochets, s'insinue une lame de tissu conjonctif qui est le prolongement de celle qui sépare les deux séries de germes. Cette lame évite les virages vicieux dans le cheminement des dents de remplacement (fig. 20 et 21, *b*).

On aperçoit très bien l'ensemble de ces germes dentaires, en fendant sur le bord antérieur du crochet en exercice la gaine du crochet, et en l'étalant de part et d'autre de celui-ci ; les crochets semblent noyés dans une masse gélatineuse, les plus jeunes formant de petits cônes rainés sur un bord, les plus agés, déjà pourvus d'un canal venimeux, mais à pulpe largement ouverte.

Dans sa situation normale, cet écrin d'aiguilles venimeuses a pour parois latérales la gaine des crochets, pour toit l'os transverse, qui s'élargit au niveau de son articulation maxillaire, et pour plancher le bord concave du crochet en exercice.

Les crochets de rechange sont couchés derrière le crochet en xercice et parallèlement à lui, de telle sorte que cette dispo-

sition, jointe au reploiement du maxillaire contre le palais pendant le temps de repos, fait que les sections transversales passant vers le milieu du crochet fixé intéressent la plupart des germes dentaires, tandis que les sections très rapprochées de la base ou de l'apex du crochet n'en montrent qu'un nombre réduit. Les figures 20 et 21, qui représentent res-

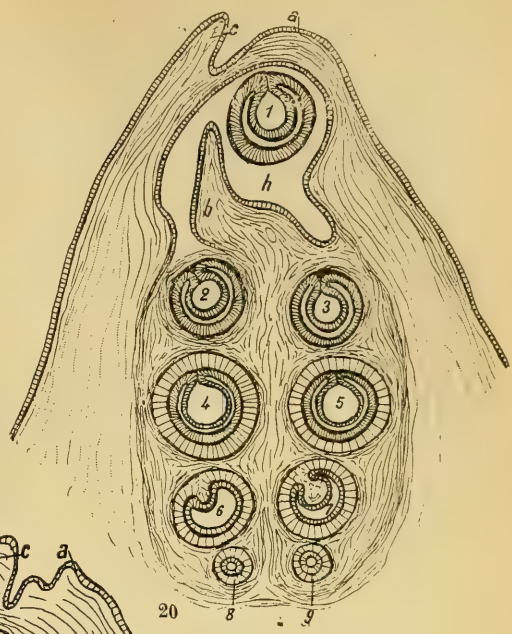


Fig. 20. — Section transversale du crochet venimeux et de ses successeurs, chez le *Crotale adulte*. Le crochet en fonction est encore seul dans la cavité de la gaine et ne doit pas être remplacé aussitôt; fig. 21. Même section chez *Vipera berus*. Le crochet en fonction 1 est sur le point d'être remplacé par son successeur 2 qui a déjà passé dans la cavité de la gaine. Entre les deux s'insinue une lame de tissu conjonctif *b*, qui guide le crochet vers la dépression maxillaire qu'il occupera du même côté que la série à laquelle il appartient. Les germes dentaires sont disposés en deux séries parallèles, le crochet de remplacement étant alternativement fourni par chaque série; *f*, processus épithélial d'un nouvel organe de l'émail. (D'après Tomes.)

pectivement la série des dents de rechange chez la Péliade, ou Vipera berus, et le Crotale, montrent que les dents sont disposées sur deux arcs chez la première, sur deux lignes droites parallèles chez le second.

La figure 11, représentant la coupe transversale de la tête faite au niveau du globe oculaire chez Vipera Aspis adulte, résume en outre comme nous l'avons signalé, les rapports de tous les organes de la région avec l'appareil venimeux.

II. — Glande venimeuse des Serpents.

1° *Forme extérieure.*

Les glandes venimeuses des Serpents sont en rapport étroit avec la glande de Harder et avec les glandes salivaires qui sont de trois sortes :

1° Les unes sont des *glandes unicellulaires*, incluses dans la muqueuse buccale et œsophagienne. Elles sécrètent un mucus qui enduit la proie pendant l'engagement de celle-ci et en facilite le passage dans l'isthme pharyngien.

Les autres sont des glandes composées, qui forment sur le bord maxillaire ou mandibulaire un bourrelet plus ou moins étendu. On en distingue deux groupes : les *glandes labiales supérieures*, qui forment de chaque côté un chapelet d'acini tangents latéralement, sur toute la longueur du maxillaire et de la lèvre supérieure, et se prolongent parfois en avant jusque sur le prémaxillaire, pour se rejoindre sur la ligne médiane (fig. 22, *gls*). Les canaux excréteurs de ces glandes, très courts, s'ouvrent par autant d'orifices qu'il y a de glandes sur le bord interne de la lèvre supérieure.

Les *glandes labiales inférieures* sont des glandes tubuleuses ramifiées et agglomérées en une sorte de fuseau aplati contre la face externe de la portion de la mandibule située en avant de l'insertion du muscle temporal antérieur, c'est-à-dire la portion dentaire. Ces glandes sont souvent très développées comme chez le Python, et les canaux excréteurs de leurs lobes s'ouvrent par plusieurs orifices dans le sillon gingivo-labial de la mandibule.

La macération de ces glandes ou le produit de leur broyage n'a aucune propriété toxique, comme nous avons pu nous en assurer avec celles des Couleuvres tropidonotes et du Python molure. Et cependant, au point de vue morphologique seul, elles sont les homologues des glandes très venimeuses des Lézards Hélodermes. Elles manquent chez beaucoup de Serpents venimeux, notamment chez la Vipère aspic.

Les glandes labiales supérieures ne sécrètent pas non plus de produits venimeux, et il en est encore de même des glandes unicellulaires de la muqueuse buccale.

Mais déjà chez les Colubridæ Aglyphes (Tropidonotus, Zamenis, Coronella....) la salive mixte devient manifestement venimeuse, et cette propriété nouvelle coïncide avec l'existence d'une glande superposée à la région postérieure des glandes labiales, glande qui a été improprement appelée parotide. Ce fait avait, dès 1873, frappé Leydig (65). Dans son travail sur le *Tropidonotus natrix*, il constate que la glande maxillaire supérieure se divise en deux portions qui sont distinctes par la forme et la couleur de leurs follicules : la partie inférieure est grise ; la partie principale est blanc jaunâtre et à follicules plus grands que ceux de la partie grise. Ces différences externes se traduisent par des différences internes plus profondes. Dans ses conclusions, Leydig va plus loin : « Chez les serpents non venimeux de cette contrée, relativement à leur appareil salivaire, nous voyons déjà, dit-il, le commencement de ces formations qui se spécialisent chez les Ophidiens suspects, pour donner naissance, chez les Ophidiens venimeux, à la glande proprement dite. Cette portion de la glande maxillaire supérieure représente sans aucun doute la glande décrite par Schlegel (75) et Duvernoy (38), chez les Serpents à dents cannelées, et nous pensons également que la glande à venin des Serpents à dents creuses serait l'homologue de cette glande... ; au point de vue physiologique, elles s'accordent entre elles, en ce fait que leur sécrétion a une action fortement toxique.

« Nous devons donc nous fortifier dans cette opinion que la glande à venin, comme déjà Rudolphi (74) et Meckel (69) le pensaient, est comparable à la parotide, avec cette addition que la même glande des Serpents à dents creuses s'étend, par les

Serpents à dents cannelées, jusqu'à ceux à dents solides. »

Ces présomptions tirées surtout de la morphologie, et très importantes au point de vue phylogénétique, ont été confirmées et étendues par C. Phisalix et G. Bertrand, qui ont montré que la toxicité du sang des Couleuvres provient précisément de la sécrétion interne de cette glande à fonction venimeuse, qu'il en est de même pour la toxicité du sang de la Vipère ; que la présence, dans le sang de ces animaux, des substances toxiques de leur venin est l'origine de leur immunité naturelle contre ce venin. Ils ont montré en outre qu'en même temps que la sécrétion de ces glandes, chez la Vipère et la Couleuvre, manifeste des propriétés toxiques, celle des glandes labiales supérieures seule manifeste, chez l'une comme chez l'autre, des propriétés antitoxiques.

Cette toxicité de la salive a été observée depuis par MM. Alcock et Rogers pour d'autres Colubridæ Aglyphes.

Nous connaissons déjà les rapports généraux qu'affectent les glandes venimeuses et les muscles temporaux; avant d'entrer dans les détails de leur structure, nous devons en indiquer les caractères extérieurs, dans les différents groupes où elles existent.

1° *Chez les Colubridæ Aglyphes et Opisthoglyphes.* — L'ensemble des glandes sus-maxillaires forme une sorte de masse pyriforme à grosse extrémité postérieure, qui recouvre partiellement ou entièrement la région sus-commissurale du temporal antérieur (fig. 23). Par sa face externe elle est maintenue en place par les tractus fibreux qui la relient à la peau de la lèvre supérieure, tandis que, par la face interne, la portion venimeuse, qui s'étend de l'extrémité postérieure du maxillaire ou du globe de l'œil jusqu'au bord postérieur du muscle temporal antérieur, est fixée au *ligament mandibulo-maxillaire.*

Au point de vue des dimensions propres de la glande venimeuse, on observe des différences assez marquées : elle est petite chez *Coluber lævis*, *Zamenis hippocrepis* et quelques Opisthoglyphes; mais elle est plus volumineuse dans le genre *Homalopsis* (fig. 23).

Chez *Tropidonotus natrix*, on en aura une idée quand on saura que chez un de ces derniers sujets mesurant 80 centimètres de

longueur totale, dont 4 centimètres pour la tête seule, la glande

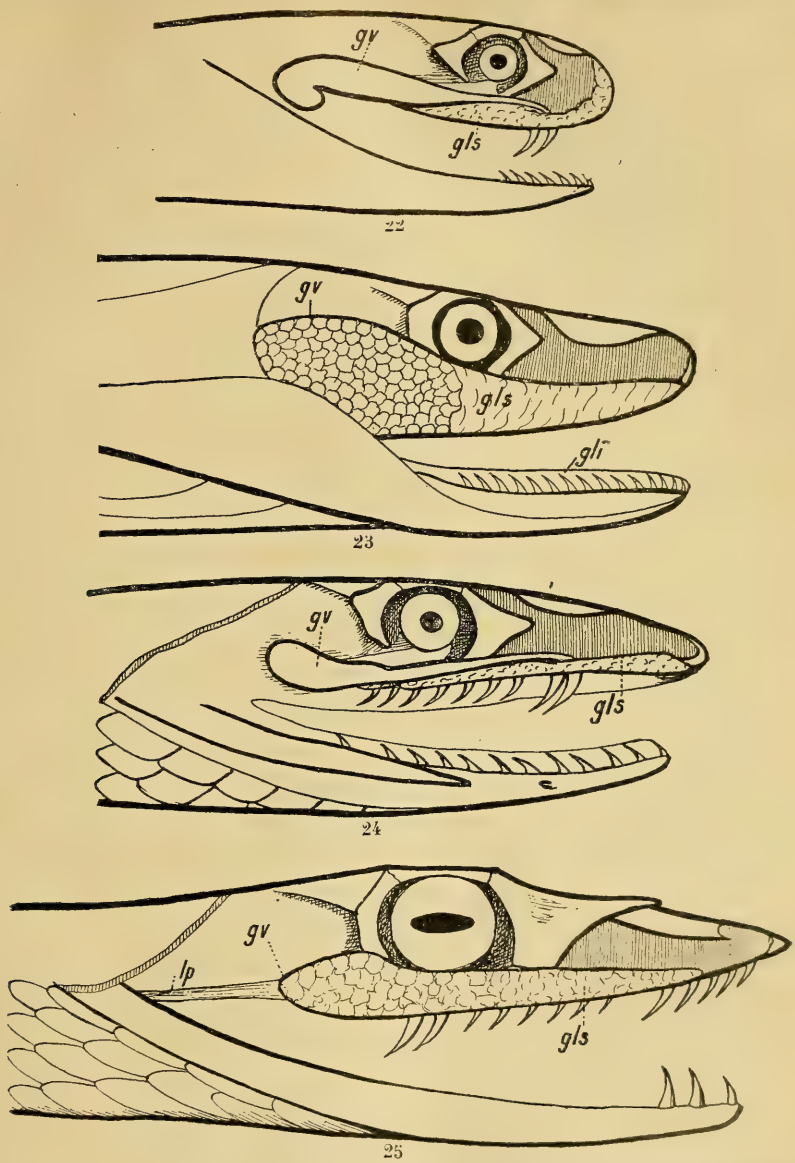


Fig. 22 à 25. — Rapports de la glande venimeuse *gv* avec les glandes labiales supérieures *gls*; 22, chez *Platurus fasciatus*; 23, chez *Homalopsis buccata*; 24, chez *Hydrus platurus*; 25, chez *Dryophis nasutus*.

a 13 millimètres de long, sur 6 de large et 3 d'épaisseur. Elle se termine en arrière à 2 ou 3 millimètres de la commissure

labiale, et en avant vers le milieu inférieur de l'orbite.

La distinction extérieure des deux glandes accolées, ou dont l'une sert de coussin à l'autre, comme chez *Eteirodipsas colubrinus* (fig. 26), n'est pas aisée lorsqu'on observe l'ensemble après une décharge de venin, car la parotide perd son opacité ; mais le plus souvent la lobulation plus grosse, l'opacité blanc ivoire de la glande venimeuse tranche avec l'aspect semi-hyalin des glandes labiales supérieures proprement dites.

Comme le fait remarquer West (78), dans son important travail sur la disposition des glandes chez les Ophidiens, la glande venimeuse des Opisthoglyphes est semblable à celle des Aglyphes et n'en diffère que par quelques détails peu importants. Niemann (72) le premier a vu que cette glande possède un canal excréteur spécial, qui vient s'ouvrir dans la bouche au niveau des crochets qui garnissent l'extrémité postérieure du maxillaire. Mais tandis que, chez les Aglyphes, le venin sourd directement de l'orifice externe du canal excréteur et se mélange aux autres salives, chez les Opisthoglyphes le crochet sillonné est entouré d'une gaine gingivale, dans laquelle le canal excréteur aboutit et déverse le venin, qui peut ainsi passer dans la plaie faite par la dent, avant d'être mélangé à la salive.

Au point de vue purement physiologique, cette disposition est moins importante que ne l'indique la structure, car, d'une part, la pénétration du venin est surtout fonction de la longueur du crochet et de la profondeur de sa rainure superficielle ; d'autre part, l'expérience directe prouve que le mélange du venin avec les autres salives n'en atténue guère les effets, puisque les proies qui ont été inoculées par les crochets postérieurs pleins des Aglyphes ou les dents simplement sillonnées des Opisthoglyphes et des Lézards Hélodermes, manifestent des signes d'envenimation dont elles peuvent d'ailleurs mourir, quand elles sont abandonnées avant déglutition, ou quand la morsure a été vigoureuse et s'est prolongée un certain temps.

L'indépendance relative de la gaine dentaire et du crochet en exercice fait que la chute de celui-ci n'entraîne aucune déchirure de l'orifice du canal excréteur. Les aiguilles de rechange, que l'on trouve abritées, dans la gaine, sous l'extrémité antérieure élargie de l'ecto-ptérygoïde, viennent, au fur et

à mesure de leur accroissement, remplacer le crochet tombé, et occuper la même position par rapport à l'orifice du canal excrétenr dans la gaine.

2° *Colubridæ Protéroglyphes.*

La disposition générale du groupe glandulaire maxillaire supérieur observée chez les Aglyphes et les Opisthoglyphes se retrouve encore chez certains Protéroglyphes Hydrophiinæ, dont le maxillaire conserve la longueur à peu près normale des types précédents : il en est ainsi chez l'*Hydrus platurus* (fig. 24) et chez le *Naja*.

Les glandes labiales supérieures ne s'étendent généralement pas au delà de l'œil en arrière ; la glande à venin, totalement indépendante des premières, déprime par son acinus la masse du temporal antérieur qui lui sert de compresseur. Cet acinus forme un sac légèrement étranglé vers le tiers postérieur de son bord inférieur, et son canal excréteur le continue en diminuant graduellement de diamètre. Toutefois le canal excréteur est plus long que dans le premier groupe, puisqu'il aboutit à la région antérieure du maxillaire, où se trouve le crochet venimeux, ce qui entraîne l'indépendance complète de la glande. Cet allongement du canal excréteur subsiste lorsque survient le raccourcissement du maxillaire, ce qui montre qu'il n'est pas en rapport étroit avec ce raccourcissement, mais seulement avec la position des crochets. L'acinus glandulaire conserve sa situation dans les régions temporales moyenne et antérieure. Mais les glandes labiales supérieures se prolongent de moins en moins loin en arrière, prenant parfois en avant un développement hypertrophique, qui en amène le prolongement médian jusqu'au niveau de l'intermaxillaire (Enhydris, Distira, Platurus).

Ce qui, au point de vue de la forme seule, distingue la glande venimeuse de celle des Serpents du groupe précédent, c'est le grand développement de son acinus dont les alvéoles, de lumière plus grande, servent de réservoir au venin, et son indépendance complète par rapport aux glandes labiales supérieures. Son canal excréteur suit le bord externe et inférieur de l'orbite, puis la face externe du maxillaire, tandis que l'extré-

mité terminale se prolonge jusque sur la face antérieure de la gaine, qu'elle traverse, pour s'ouvrir, par un orifice papillaire,

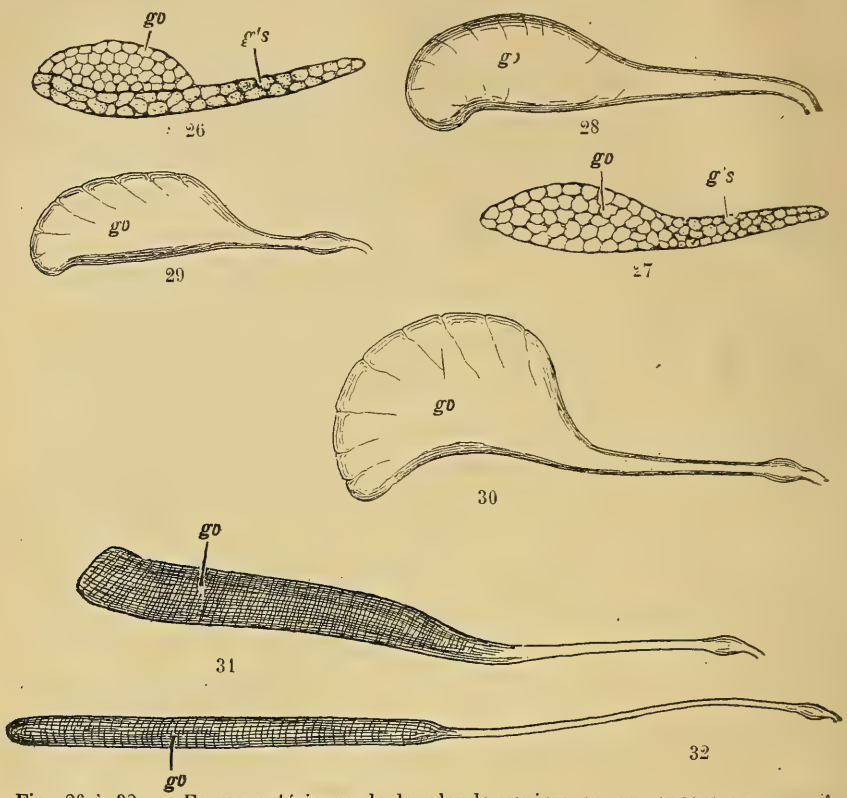


Fig. 26 à 32. — Forme extérieure de la glande venimeuse *gv*, encore en rapport avec les glandes labiales supérieures *gls*, chez *Eteirodipsas colubrinus*, fig. 26, et chez *Tropidonatus natrix*, fig. 27 ; tout à fait indépendante chez *Naja bungarus*, fig. 28 ; chez *Lachesis lanceolatus*, fig. 29 ; chez *Bitis gabonica*, fig. 30 ; chez *Causus rhombeatus*, fig. 31 et chez *Doliophis intestinalis*, fig. 32.

au niveau de la base du crochet. Nous avons vu qu'elle est fixée dans sa position, en haut par l'aponévrose rayonnante des temporaux moyen et antérieur, en arrière par le ligament postérieur et en avant par le ligament ptérygoïdo-post-frontal.

3° *Viperidæ*.

Comme chez les Protéroglyphes, la glande venimeuse est complètement indépendante des glandes labiales supérieures ; comme chez eux aussi la glande est lobée, et l'intérieur des lobes a une capacité assez grande pour servir de réservoir au

venin. Le canal excréteur est plus allongé encore que chez les Protéroglyphes ; au lieu de prolonger l'acinus en un canal conique, il devient plus rapidement cylindrique.

Vers son extrémité antérieure, immédiatement en arrière du maxillaire, il présente un renflement ovoïde (fig. 29, 30, 31), sur la structure et la signification duquel nous aurons à revenir et qu'on retrouve, mais exceptionnellement, chez les Protéroglyphes du genre Doliophis (fig. 32).

L'acinus glandulaire affecte, comme nous l'avons vu, des rapports plus étroits avec le faisceau postérieur du temporal antérieur, qui devient ainsi un compresseur courbe de la glande, sur l'aponévrose duquel s'insère le ligament supérieur et postérieur, qui prend d'autre part son point fixe sur les tissus articulaires du squamosal et du quadratum au sommet de l'angle variable qu'ils forment entre eux. Cet acinus est fixé en arrière à l'apophyse articulaire antérieure de la mandibule par le ligament postérieur, qui naît également de l'aponévrose du compresseur ; dans sa portion antérieure, le ligament ptérygoïdien l'attache au post-frontal, et le ligament de Soubeiran au maxillaire.

1° *Dimensions de la glande venimeuse.* — Elles varient avec les genres ; quelquefois, mais pas constamment, avec la taille des sujets. Chez les plus grands venimeux, les dimensions de la glande atteignent 50 à 60 millimètres de longueur totale, sur 20 de hauteur maxima, au niveau de la portion moyenne de l'acinus, et 15 d'épaisseur (Naja bungarus, Bitis gabonica). Mais parfois la glande s'allonge considérablement, franchit la commissure, et s'étend en arrière beaucoup plus que ne le comportent les dimensions du Serpent : c'est ainsi que chez le *Causus rhombeatus* ou Vipère du Cap (fig. 31), un sujet mesurant 40 centimètres de longueur totale, dont 2 centimètres pour celle de la tête seule, l'acinus s'étend sur une longueur de 60 à 90 millimètres en un sac cylindrique, d'un diamètre moyen de 7 millimètres, et cloisonné en quatre ou cinq loges longitudinales (fig. 38). La glande dépasse donc en arrière, de 4 à 7 centimètres, la longueur de la tête, de sorte que la décapitation du sujet laisse échapper le venin en même temps que le sang. Chez les *Doliophis*, le sac glandulaire est beaucoup plus allongé encore ; il s'étend jusque dans l'abdomen

et peut atteindre le quart de la longueur du corps. Nous aurons à y revenir à propos de la musculature (fig. 32).

2° *Structure.* — Lorsque les deux glandes sus-maxillaires sont peu distinctes extérieurement par suite d'une décharge de la glande venimeuse qui lui enlève son opacité, on peut néanmoins, par une coloration en masse, arriver à délimiter et à caractériser

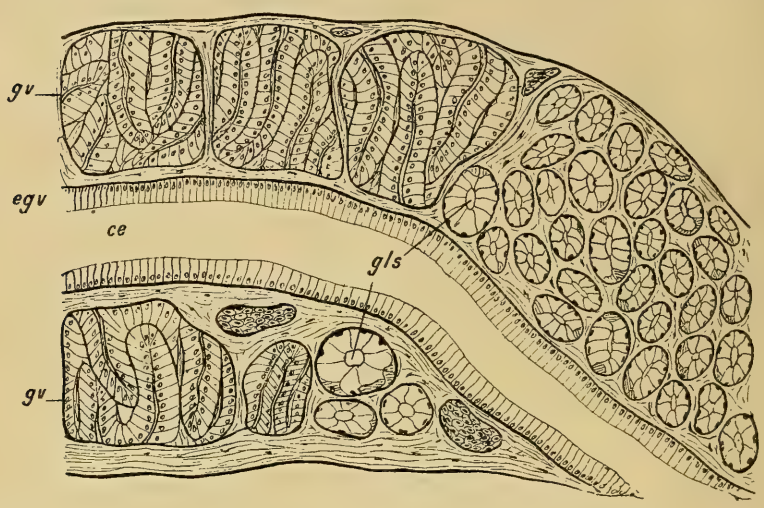


Fig. 33. — Coupe de la glande sus-maxillaire de *Tropidonotus natrix* à la limite de séparation de sa portion venimeuse *gv*, et de sa portion labiale supérieure *gls*, montrant le canal excréteur *egv* de la première, et la section transversale des lobules contigus de la seconde. (Ch. cl. ob. 3. oc. Stiass.)

les deux glandes. C'est ainsi que l'hématéine-orange, le bleu polychrome de Unna, le Giemsa-tannin-orange, colorent respectivement en violet et en bleu les lobules muqueux de la portion labiale supérieure, en orange, en bleu franc azur ou rose-orange les lobules de la portion venimeuse. Sur des coupes, la différenciation apparaît mieux encore et permet de suivre macroscopiquement la zone de suture des deux parties constituantes (fig. 33).

La trame conjonctive, sans former d'enveloppe épaisse, entoure les deux glandes; elle a partout la même structure; elle s'applique intimement sur les lobules dont elle épouse les saillies et les dépressions, et envoie vers l'intérieur des travées interlobulaires sur lesquelles se greffent des cloisons intralobulaires.

Dans cette charpente conjonctive rampent les capillaires issus des subdivisions de l'artère de la glande, ainsi que les rameaux nerveux ; on y voit aussi les noyaux des cellules conjonctives, des fibres élastiques, et, dans les plus grosses travées, des cellules pigmentaires.

L'artère qui dessert la glande venimeuse est, comme nous le verrons, une branche de la carotide faciale, et son nerf un rameau détaché du nerf maxillaire supérieur. C. Bisogni (56) a vu et figuré les terminaisons de ce dernier jusqu'au noyau des cellules glandulaires.

Ces portions extrinsèques de la glande venimeuse ne diffèrent chez les Aglyphes et les Opisthoglyphes que par l'épaisseur de la couche périphérique, qui devient une membrane propre continue lorsque la glande devient elle-même indépendante (Protéroglyphes, Solénoglyphes), et par l'importance plus ou moins grande de la charpente conjonctive ; nous n'aurons donc guère à y revenir ; et nous ferons plus spécialement porter notre description sur l'épithélium sécréteur.

Bien que l'objet de ce paragraphe ait surtout rapport à la glande venimeuse des Serpents, nous croyons nécessaire d'indiquer une fois pour toutes la structure générale et constante des glandes labiales supérieures, dans tous les groupes de Serpents venimeux, non seulement parce que chez les Aglyphes et les Opisthoglyphes elles font partie d'un même massif glandulaire, tout en ayant une autre structure que les glandes venimeuses, mais encore en raison des fonctions antagonistes de ces glandes par rapport aux précédentes, fonctions qui ont un très grand intérêt au point de vue des phénomènes de l'immunité naturelle.

a) Structure des glandes labiales supérieures. — Chez la Couleuvre à collier, ou *Tropidonotus natrix*, que nous prendrons pour type, la glande labiale supérieure est formée de petits éléments acineux, plus ou moins confluents latéralement, ayant chacun un canal excréteur qui vient s'ouvrir, entre deux écailles consécutives, sur le bord interne, légèrement enroulé de la lèvre supérieure. Dans la région postérieure, soudée à la glande venimeuse, les glandules sont groupées d'une manière plus

serrée, comme le montre la figure 34, choisie sur une coupe faite dans cette région.

L'épithélium sécréteur de chaque lobule muqueux comprend plusieurs assises de cellules qui sont de deux sortes, et la lumière

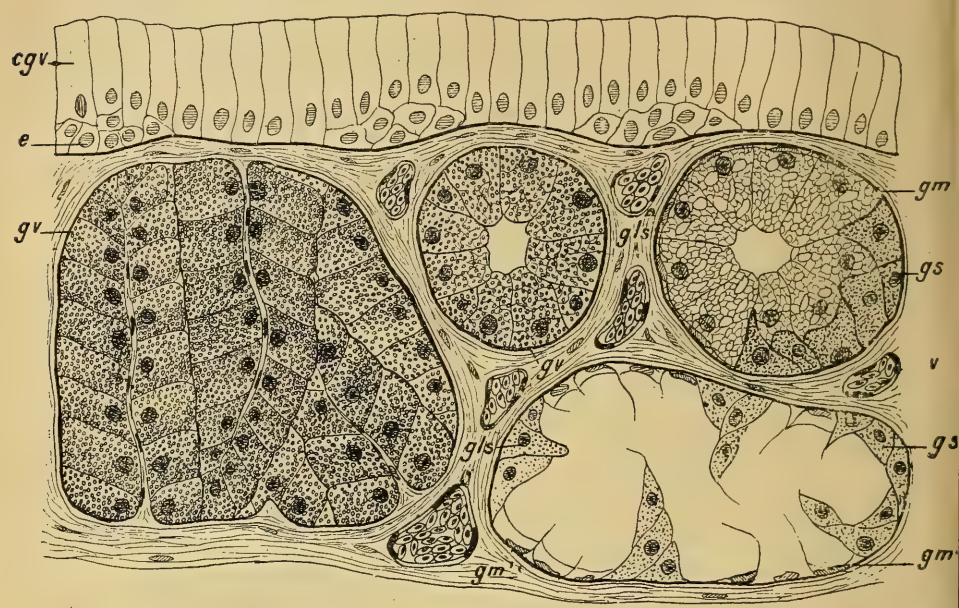


Fig. 34. — Glande sus-maxillaire de *Tropidonotus natrix*, à la limite de séparation de ses lobules venimeux *gv* et de ses lobules labiaux supérieurs *gls* ; *gs*, cellules séreuses des lobules labiaux ; *gm*, leurs cellules muqueuses ; *e*, cellules sous-épithéliales ; *cgv*, épithélium du canal excréteur de la glande venimeuse. (Ch. Cl. ob. 8, oc. 4, Stiass.)

centrale des acini est très réduite, ce qui rend la glande assez compacte.

Les cellules internes (*gm*), qui bordent la lumière glandulaire, sont des cellules muqueuses disposées en une ou plusieurs assises. Elles tapissent directement la paroi interne de la membrane conjonctive du lobule dans la plus grande partie de sa surface. Mais, au fond de l'acinus, elles s'appuient sur une seconde catégorie de cellules qui leur servent de berceau et qui sont des cellules séreuses (*gs*).

Le contenu de ces cellules marginales est plus sombre que celui des cellules centrales, et finement granuleux ; leur noyau est nucléolé ; elles conservent le même aspect pendant les différentes phases de l'activité de la glande. Elle sont tout à fait

comparables aux croissants de Gianuzzi de la glande sous-maxillaire d'un Mammifère.

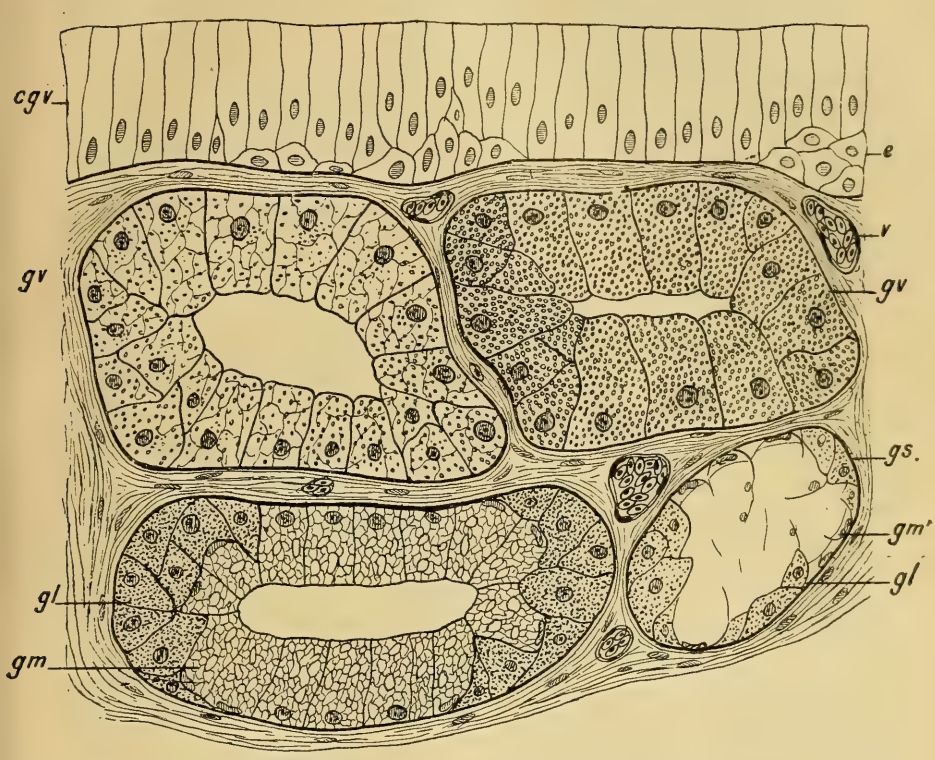


Fig. 35. — Glande maxillaire supérieure de *Cœlopeltis insignitus* à la limite de séparation de ses lobules venimeux *gv* et de ses lobules labiaux supérieurs *gl*. Les mêmes lettres que dans la figure 34 désignent les tissus homologues. (Ch. cl. ob. 8, oc. 4, Stiass.)

C'est un élément à la fois séreux et muqueux qui, au point de vue de la sécrétion, fait de la glande labiale une glande mixte. Quant aux cellules muqueuses, après une décharge de leur sécrétion, et pendant la phase où elles ne l'élaborent pas encore, elles présentent des contours assez nets : leur noyau arrondi, situé vers le tiers inférieur de la cellule, est bien distinct ; le protoplasme en est condensé, et les colorants électifs du mucus n'y révèlent pas encore la présence de celui-ci. Mais lorsque la cellule reprend son travail d'élaboration, elle se gonfle et s'allonge suivant le sens radial ; son protoplasme devient plus clair, le noyau perd sa forme sphérique en même

temps qu'il se trouve refoulé vers la membrane contre laquelle il s'aplatit en un petit arc (*gm'*).

A ce moment, la masse cellulaire contient du mucus qui se teint en mauve pâle par l'hématéine, en violet par le Unna, en bleu azuré par le Giemsa. La lumière glandulaire est très rétrécie, mais encore nette. Puis survient la période où le mucus est expulsé des cellules : on ne distingue plus de parois cellulaires internes ou latérales; seules les cellules marginales et la membrane lobulaire sont encore distinctes, tout le centre étant occupé par une masse nuageuse qui, fixant fortement les colorants, masque tous les détails.

Cette structure des glandes labiales supérieures est la même que lorsque ces glandes existent seules, comme chez les Boïdæ ; elles est constante dans son ensemble, non seulement pour tous les types d'Aglyphes et d'Opisthoglyphes étudiés jusqu'ici, mais encore pour les Protéroglyphes et les Solénoglyphes où la glande venimeuse en est complètement indépendante. Partout les cellules sécrétrices ont le même caractère, partout le canal excréteur de chaque glandule est formé, jusque dans sa région terminale, par des cellules muqueuses, allongées radialement, mais semblables à celles des alvéoles.

Les seules modifications secondaires que l'on observe sont relatives aux dimensions des alvéoles, à la grandeur de leur lumière centrale et à la simplification de leur épithélium : ainsi, chez le *Cœlopeltis insignitus*, la lumière alvéolaire est simplement plus grande que chez le *Tropidonotus natrix*. Chez les *Protéroglyphes* et les *Solénoglyphes*, l'épithélium muqueux est simple; ses cellules reposent soit directement sur la membrane alvéolaire, soit sur des cellules séreuses moins hautes et moins nombreuses que dans le premier groupe. La figure 39, qui représente le lobule muqueux de *Vipera aspis*, montre que la lumière glandulaire est proportionnellement aussi grande que celle de la glande à venin.

Ces légères différences ne semblent pas, d'après les expériences que nous avons faites jusqu'ici, retentir sur les fonctions antivenimeuses de ces glandes.

b) Structure de la glande venimeuse. — *Chez les Colubridæ Aglyphes et Opisthoglyphes*, cette portion de la glande maxillaire

est presque toujours désignée sous le nom de parotide, non seulement parce qu'on n'en a pas tout d'abord connu la fonction venimeuse, mais surtout en raison de sa position temporale et de la structure séreuse de ses acini.

Pour ne pas établir de correspondances morphologiques artificielles entre les Serpents et les Mammifères, et d'autre part, en raison de l'homologie fonctionnelle de cette glande avec les glandes à venin des Protéroglyphes et des Solénoglyphes, nous pensons qu'il vaut mieux la désigner aussitôt sous le nom de glande venimeuse.

La figure 34, qui nous représente une portion plus grossie de la figure 33, prise au voisinage de l'extrémité terminale du canal excréteur de la glande venimeuse de *Tropidonotus natrix*, c'est-à-dire en une région où lobules séreux et lobules muqueux sont contigus, nous montre la section de deux lobules de la glande venimeuse, au moment où les cellules contiennent du venin en voie d'élaboration.

Ces cellules forment sur les parois un revêtement régulier, continu et simple, assez développé en hauteur pour obturer presque les lumières glandulaires, qui apparaissent comme des cercles ou comme de simples fentes, suivant la direction de la coupe des lobules. Les nombreuses granulations de venin dont elles sont bourrées effacent tous les détails du cytoplasme. Mais on aperçoit très aisément le noyau vers le tiers inférieur de la cellule, à quelque distance de la membrane. Ce noyau mesure 5 à 6 μ de diamètre ; dans son caryoplasma clair, on distingue toujours, quelle que soit la phase du travail de la glande, un nucléole volumineux, central ou excentrique, qui fixe fortement les colorants.

Lorsque le contenu cellulaire est déversé dans la lumière de l'acinus, la portion apicale de la membrane est abrasée, de sorte que l'acinus ne se montre plus qu'irrégulièrement tapissé par des cellules encore intactes et par des cellules en voie d'expulsion de leur produit. Lorsque la période d'expulsion cellulaire est terminée, ce que l'on reconnaît à la présence de la sécrétion dans la lumière glandulaire, les cellules reprennent la netteté de leurs contours et la régularité de leur disposition ; elles sont moins élevées, leur noyau plus chargé en

chromatine et en granulations chromatiques qu'après élaboration du venin. Dans le cytoplasma apparaissent peu à peu des inclusions diverses et des granulations dont les unes, appliquées contre la face externe de la membrane nucléaire, proviendraient directement du travail sécrétoire du noyau, et se colorent par la fuchsine.

Ces productions sont désignées par L. Launoy (64) sous le nom de grains de vénogène : elles seraient destinées à se résoudre dans le caryoplasma, en perdant d'abord leur chromaticité, et constitueraient la contribution du noyau à la sécrétion, aussi bien chez la Vipère que chez la Couleuvre. A un stade plus avancé apparaissent des granulations plus nombreuses, de volume variable, et qui fixent fortement les colorants plasmatiques ; ce sont elles qui constituent le *venin élaboré*. Ces granulations de venin bourrent à certains moments les cellules : elles se résolvent vraisemblablement pendant l'expulsion du produit, car celui-ci, examiné, soit dans la lumière glandulaire, soit après son expulsion, ne montre pas nettement les granulations, si visibles cependant à l'intérieur des cellules. Les acini granuleux déversent leur contenu dans un canal excréteur unique placé vers le milieu de la masse glandulaire, et qui, au sortir de la glande, se dirige vers le bas et l'intérieur, pour aboutir à la région postérieure du maxillaire où se trouvent les crochets pleins.

Ce canal excréteur est tapissé, dans sa portion intraglandulaire, par des cellules cylindriques hautes, étroites et réfringentes, qui reposent par places sur des groupes de cellules polygonales, entre lesquelles elles engrènent leur base. Ces cellules bordantes du canal excréteur sont des cellules muqueuses, ainsi que le montre la coloration élective de leur sécrétion par le bleu de Unna, l'hématéine ou le Giemsa. Elles ne contiennent aucune enclave, et leur sécrétion abondante se mélange à celle des acini séreux.

La glande venimeuse est donc elle aussi une glande mixte, séreuse par sa portion principale sécrétante, muqueuse par sa portion centrale excrétrice.

Chez le *Cœlopeltis insignitus*, la constitution de la glande venimeuse est très peu différente de celle de la Couleuvre à collier,

ce que montre la figure 35, représentant une portion glandulaire au même grossissement que la figure 34. Nous voyons seulement que les lobules glandulaires montrent en certains points une prolifération plus grande des cellules séreuses, dont quelques-unes sont exclusivement marginales. Mais elles ont identiquement la même structure que les cellules qui bordent la lumière glandulaire, et la même aussi que chez la Couleuvre à Collier. West (*loc. cit.*), qui les figure chez le *Dipsas Ceylonensis*, les compare aux cellules marginales des acini labiaux, comparaison qui n'a guère sa raison d'être, puisqu'elles ne sont pas différentes des cellules voisines,

2° *Glande venimeuse des Protéroglyphes.* — En même temps que le canal excréteur de la glande venimeuse s'allonge pour conserver ses rapports avec le maxillaire supérieur raccourci, les acini tubuleux que nous avions trouvés chez les Aglyphes et les Opisthoglyphes s'allongent aussi, et deviennent des tubes plus ou moins cylindriques, qui convergent de proche en proche pour aboutir antérieurement au canal excréteur commun. Ces tubes ont vers la périphérie un diamètre plus petit que vers le centre, et présentent toujours une grande lumière centrale, par abaissement de leur épithélium sécréteur.

La disposition générale de la glande des Protéroglyphes a été primitivement décrite par Carl Emery (61-63) chez le *Naja haje*, puis par C. J. Martin (68) chez le *Pseudechys porphyriacus* ou Serpent noir d'Australie.

Chez le Naja haje une coupe longitudinale de la glande, passant par le canal excréteur, montre que la trame conjonctive interalvéolaire est plus développée vers la région de convergence des acini tubulaires qu'à la périphérie. L'épithélium des acini est régulier et cylindrique ; il est formé de cellules petites, à protoplasme homogène et transparent, pourvues d'un noyau sphérique nucléolé. La sécrétion est déversée dans la lumière des acini qui sert ainsi de réservoir.

Le canal excréteur présente des replis longitudinaux dans la plus grande partie de sa longueur, et l'épithélium cylindrique de la partie centrale s'aplatit peu à peu en un épithélium pavimenteux. Il est entouré dans l'épaisseur de sa membrane par de petites glandes acineuses dont les conduits excréteurs très

courts s'ouvrent par autant d'orifices dans la lumière canaliculaire (fig. 45). Émery les considère avec raison comme des glandes muqueuses ; leur contenu se colore effectivement en bleu azuré par le Giemsa, et en violet par la thionine, ainsi que nous avons pu nous en assurer pour *Naja bungarus*. C. J. Martin les figure également chez le *Pseudechys porphyriacus* ; mais elles entourent assez régulièrement le canal excréteur, tandis que chez le Naja, la paroi interne du canal renferme deux rangées superposées de ces glandes, d'où la position externe et excentrique de la lumière canaliculaire principale.

West (*loc. cit.*) a confirmé l'existence de ces glandules pour d'autres types, tels que *Bungarus ceylonensis*, *Elaps corallinus*, *Petrodymon cucullatum* et *Brachysoma diadema*. De plus, il a vu le passage graduel de l'épithélium séreux à l'épithélium muqueux chez les Hydrophiinæ : ainsi, tandis que, chez le *Platurus fasciatus*, les glandes du canal sont réduites à de simples alvéoles, pourvus d'un revêtement épithélial semblable à celui des glandes elles-mêmes, chez le *Distira cyanocincta* et l'*Hydrus platurus*, ces alvéoles ont une cavité plus profonde et, dans la dernière moitié du conduit, sécrètent du mucus. Chez ces Protéroglyphes, le conduit excréteur de la glande est en outre caractérisé par l'enroulement de sa portion terminale.

Ainsi la sécrétion des acini séreux se trouve chez les Protéroglyphes, comme chez les Aglyphes et les Opisthoglyphes, mélangée au mucus provenant des cellules du revêtement du canal chez ces derniers, en outre à celui des glandes muqueuses annexes de ce canal chez les premiers, de sorte que l'on conçoit aisément que le produit mixte, déversé au niveau du crochet, ait une composition complexe.

3° *Glande venimeuse des Viperidæ.* — Chez les Viperidæ, la glande venimeuse est généralement formée d'un petit nombre de lobes principaux, subdivisés eux-mêmes en lobules, qui ne sont séparés les uns des autres, jusqu'au centre y compris, que par de très minces cloisons conjonctives. Ces lobes convergent du fond de l'acinus, où ils ont leur plus grand diamètre, vers la région antérieure où les cloisons s'abaissent peu à peu, et ne disparaissent que graduellement pour donner un canal excréteur non cloisonné, à lumière circulaire. Le nombre des tubes

glandulaires principaux est assez restreint : il y en a quatre chez le *Causus rhombeatus*, cinq ou six chez la *Vipera aspis* ; il n'en existe qu'un chez le *Doliophis intestinalis*. Les figures 29 et 30, qui représentent des glandes de Viperidæ, montrent la disposition d'ensemble et les proportions relatives des diverses parties ; acinus, canal excréteur presque aussitôt cylindrique, pourvu vers son extrémité antérieure, un peu avant de s'infléchir vers le bas pour s'ouvrir dans la gaine du crochet, d'un renflement ovoïde, qui a été décrit par les auteurs anciens sous le nom de *réservoir à venin*. Une coupe transversale faite dans la région moyenne de l'acinus de la glande montre la cavité glandulaire partagée, par quatre ou cinq travées conjonctives assez épaisses, en cavités principales, subdivisées elles-mêmes, par des cloisons plus ou moins complètes, en cavités plus petites (fig. 37). Lindemann (66), en confirmant ce qu'avaient déjà vu Leydig (*loc. cit.*) et Reichel (73), admet que la glande de la Vipère ne peut être considérée comme une glande acineuse, mais plutôt comme une glande tubuleuse, à tubes irréguliers, modifiée secondairement, opinion que semble confirmer la disposition observée dans les genres *Causus* (fig. 38) et *Doliophis* (fig. 36).

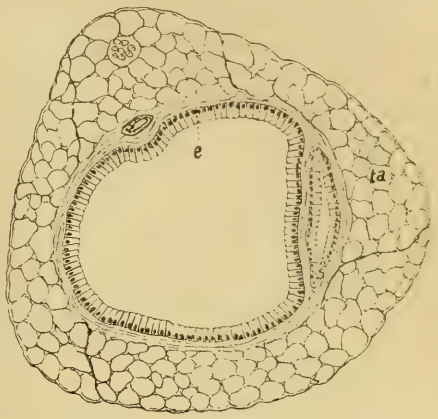


Fig. 36. — Coupe transversale de l'acinus de la glande venimeuse de *Doliophis intestinalis*, montrant le muscle temporal antérieur, *ta*, entourant complètement la glande uniloculaire ; *e*, épithélium sécréteur.

Quoi qu'il en soit, la lumière des acini tubuleux est plus large encore que chez les Protéroglyphes, et sert de réservoir au venin ; l'épithélium est bas et régulier, et se continue, en conservant ses caractères, sur la plus grande longueur du canal excréteur. Nous verrons comment il se modifie au niveau du renflement terminal.

L'épithélium des acini glandulaires varie un peu en hauteur

avec l'état fonctionnel de la glande : de 38 à 46 μ, d'après Niemann.

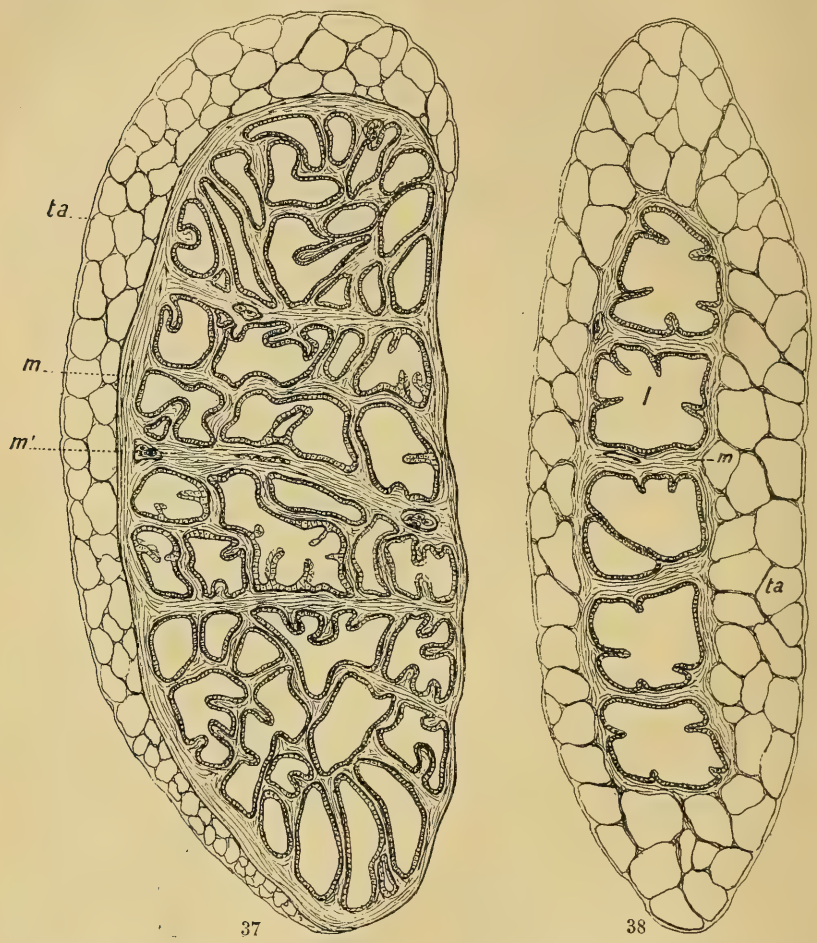


Fig. 37. — Coupe verticale et transversale de l'acinus de la glande venimeuse de *Vipera aspis*, montrant les cloisons interlobulaires *m'*, la membrane *m*, et le faisceau compresseur courbe du muscle temporal antérieur *ta*, qui entoure partiellement l'acinus à 5 lobes principaux ; fig. 38, Coupe verticale et transversale de l'acinus de la glande venimeuse de *Causus rhombeatus*, montrant le muscle temporal antérieur *ta* entourant complètement la glande à 5 lobes. (Dessins ch. cl. ob. 3, oc. 4. Stiass.)

Lorsqu'on examine la glande, après que la sécrétion a passé des cellules épithéliales dans la lumière glandulaire, on trouve ces cellules réduites à leur minimum de hauteur. Le noyau arrondi est placé vers la base à un ou deux μ de distance de la membrane; le nucléole qu'il contient est bien limité, et se

présente comme une petite sphère, qu'entoure un caryoplasma clair. Le cytoplasme est pauvre en inclusions, uniformément coloré par les réactifs, et n'offre rien de particulier (fig. 40, A).

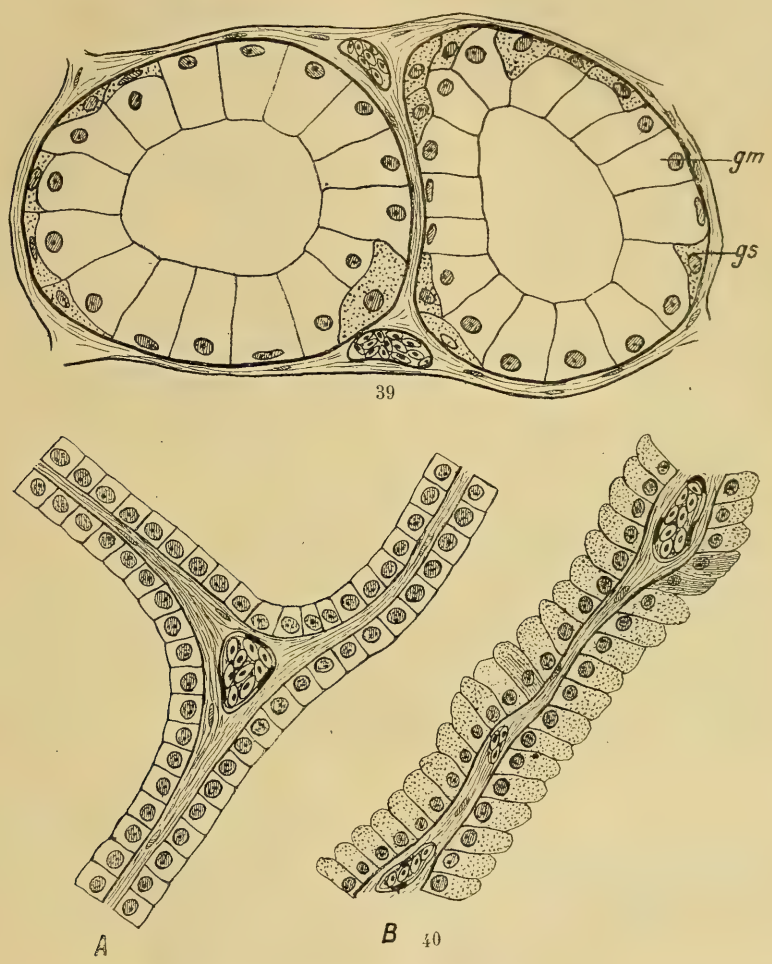


Fig. 39. — Lobules des glandes labiales supérieures de *Vipera aspis*, en coupe transversale ; *gm*, cellule muqueuse; *gs*, cellule séreuse ; fig. 40, Epithélium de la glande à venin de *Vipera aspis* ; A, après décharge de venin : B, contenant la sécrétion en voie d'élaboration. (Dessins ch. cl. au même grossissement.)

Quand, au contraire, on examine l'épithélium après que le venin est élaboré dans son protoplasme, on voit cet épithélium surélevé au maximum, ainsi que le montre la portion B de la figure 40, qui est faite au même grossissement que la précédente.

Le noyau, de 5 à 6 μ de diamètre, occupe presque toute la largeur de la cellule, et plus distant encore de la membrane basale ; sa membrane est bien nette. Le nucléole, unique, est sphérique et ovoïde, de 1 à 1 μ 5 de diamètre,

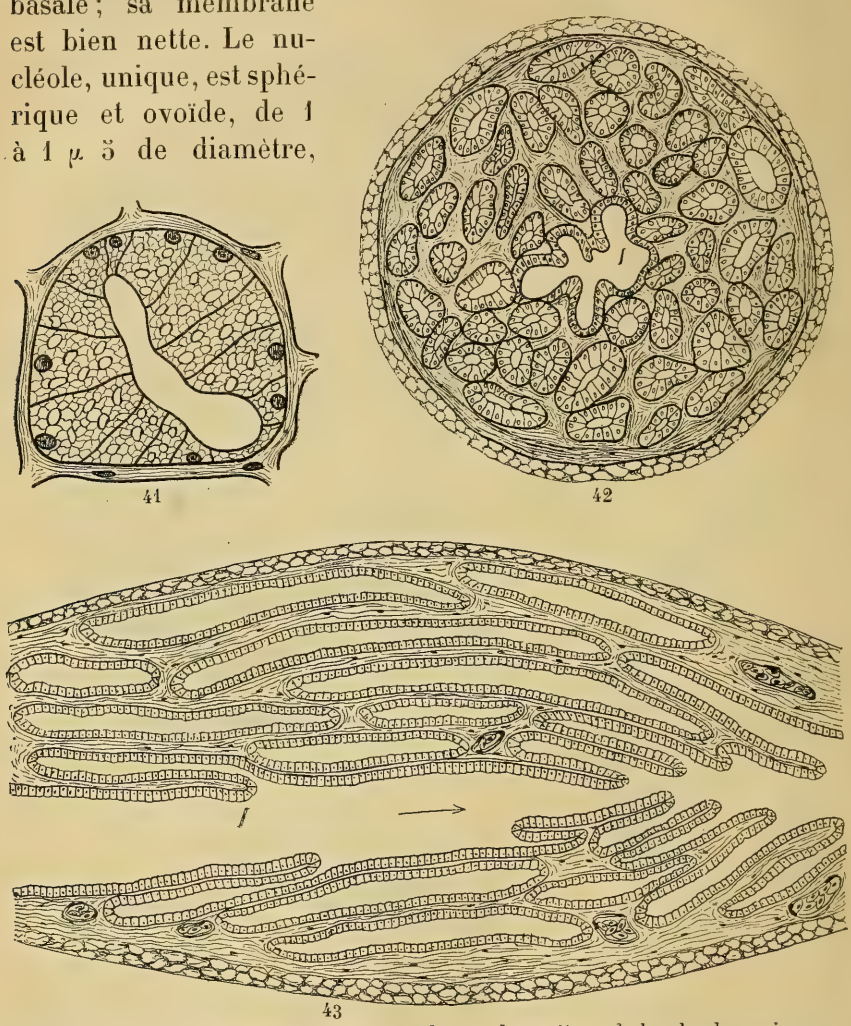


Fig. 41 à 43. — Renflement glandulaire du canal excréteur de la glande venimeuse de *Vipera aspis* : 41, coupe transversale d'un lobule avec ses cellules muqueuses ; 42, coupe transversale de la portion moyenne du renflement ; *l*, lumière du canal ; 43, coupe longitudinale du renflement, montrant l'ouverture des tubes muqueux orientés vers l'orifice de sortie ; et à la périphérie l'enveloppe exclusivement conjonctive.

constamment visible, et souvent entouré d'un halo plus clair que le caryoplasma environnant.

Le cytoplasma est granuleux, à grains très fins, homogène et

acidophile. Vers l'extrémité apicale de la cellule sont accumulées de nombreuses granulations de venin. Toute la cellule est turgescente, et le bord libre de chaque cellule s'avance en dôme vers la lumière glandulaire qui, à cette phase, est ordinairement vide de venin : c'est entre ces deux états extrêmes que s'est opéré le travail d'élaboration de ce dernier, ainsi que nous l'avons vu à propos de la couleuvre.

Quant au renflement placé vers l'extrémité terminale du canal excréteur, il mesure environ trois millimètres de long sur un à deux de large (fig. 41 à 43). Ainsi que le fait remarquer Soubeiran (76) dans une note postérieure à son livre, paru en 1855, on ne peut conserver au renflement le nom de réservoir à venin, car la lumière du canal à ce niveau, loin d'augmenter de diamètre, semble au contraire rétrécie. Weir Mitchell, qui signale chez les Crotalidæ des fibres musculaires parmi les fibres conjonctives de la paroi du renflement, pense que celui-ci peut agir à la façon d'un sphincter.

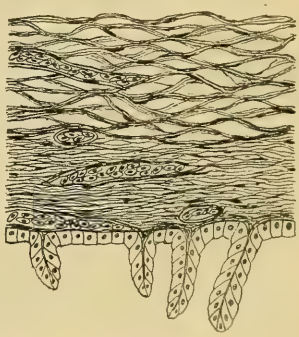


Fig. 44. — Portion de la paroi du renflement du canal excréteur de la glande venimeuse de *Lachesis lanceolatus*. (Dessin ch. cl.)

Mais il est probable que ces fibres représentent quelques fibres terminales du muscle compresseur courbe, trop rares pour exercer une action motrice effective sur le renflement. En tout cas, ces fibres ne se retrouvent pas chez la Vipère aspic, non plus que chez les grosses espèces des genres Bitis et Lachesis, comme nous avons pu nous en assurer (fig. 44).

De plus le rôle de sphincter serait bien superflu, car dans la position de repos du crochet, correspondant au reploiement du maxillaire sur le palais, l'orifice du canal excréteur dans la gaine se trouve mécaniquement affaissé d'une part, tandis que le cloisonnement intérieur des tubes glandulaires empêche le venin de passer facilement et en totalité à l'extérieur. Le véritable rôle de ce renflement est bien plutôt, comme le supposait Soubeiran un rôle sécréteur : « Ce renflement, dit-il, qui a été

nommé par les auteurs réservoir à venin, examiné au microscope, a offert dans ses parties un système glanduleux non encore décrit : ce système consiste en une série de follicules simples, allongés et situés dans la paroi même du réservoir et venant y déverser le produit de leur sécrétion. Ces organes sont longs de cinq à six centièmes, et larges de un à deux centièmes de millimètre. Chacun d'eux paraît s'ouvrir directement dans le réservoir, et on ne voit pas de conduit commun à plusieurs follicules. Quelle est l'utilité de ce système sécrétoire nouveau ? Sert-il à sécréter le principe qui donne un produit de la glande toxique? Est-il une sorte de prostate qui donne un liquide chargé de rendre le produit de la glande plus fluide?

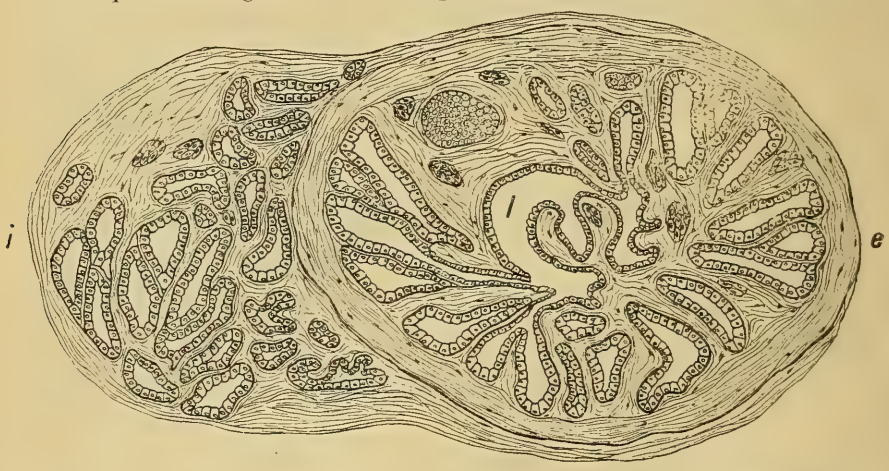


Fig. 45. — Coupe transversale du canal excréteur de la glande venimeuse de *Naja Haje* : *i*, son bord interne ; *e*, son bord externe ; *l*, lumière du canal (Dessin ch. cl. ob. 1 oc. 4, Stiass).

Je ne puis répondre à cette question, et je crois très difficile, pour ne pas dire impossible, de donner une solution. »

L'examen histologique plus minutieux de ce renflement nous a montré toute la justesse des observations de Soubeiran ; non seulement la lumière du renflement n'est pas une dilatation, mais apparaît au contraire comme une sorte de rétrécissement du canal, dont les parois sont à ce niveau épaissies par les glandules allongées parallèlement à la direction du canal (fig. 42 et 43).

En outre, les colorants électifs montrent que ces cryptes tubu-

laires sont tapissées par un épithélium purement muqueux (fig. 41) ; on ne trouve en aucun point ces cellules séreuses périphériques que nous avons signalées dans les glandes labiales supérieures. Ces éléments sont en tous points homologables à ceux des cryptes folliculaires du canal excréteur des glandes des Protéroglyphes, et apportent à la sécrétion des acini séreux une contribution que nous avons cherché à élucider, et dont nous donnerons ultérieurement les résultats. Quant aux dimensions et à l'aspect de l'épithélium, ils sont, très voisins de ceux des glandes labiales supérieures.

Ainsi la glande venimeuse des Viperidæ se trouve être, comme celle des Protéroglyphes, une glande mixte, séreuse par son acinus, muqueuse par sa portion excrétrice ou plutôt par le renflement glandulaire de son canal excréteur qui précède le lieu de pénétration de ce canal dans la gaine.

Tous les Viperidæ jusqu'à présent examinés présentent ce renflement sécréteur ; mais il se trouve également chez un Protéroglyphe, le Doliophis intestinalis, de sorte qu'il n'a, parmi les caractères différentiels, qu'une valeur de fréquence et non une valeur absolue.

III. — Vaisseaux céphaliques et glandulaires des Serpents.

Laissant de côté la circulation générale décrite d'abord chez le Python par Hopkinson et Pancoat (95), un peu plus tard par Jacquart (96), puis par Gadow (90), chez le Pelophilus madagascariensis, pour les Couleuvres tropidonotes par Schlem (100) et Beddart (85), nous devons remarquer que les descriptions, en ce qui concerne les vaisseaux céphaliques, sont peu nombreuses et s'appliquent à des types divers.

Rathke (99) est, parmi les auteurs, celui qui, avant 1856, a fourni la meilleure description générale des vaisseaux des Serpents, en y joignant celle des artères de la tête et du cou des adultes, tandis que plus tard Grosser et Brezina (92) donnaient le développement des veines de la même région, Bruner (87) la disposition des veines et des sinus veineux chez l'adulte, de Vriese (101), Hoffmann (93) la circulation intracranienne

dans la série des Vertébrés, et Dendy (88) cette circulation chez les Reptiles.

Le sujet a été repris plus récemment par O'Donoghue (89) pour Tropidonotus natrix, et par nous-même pour cette même Couleuvre et pour Vipera aspis, en employant la technique usuelle des injections à la gélatine colorée.

Renvoyant pour la disposition des vaisseaux intracéphaliques aux auteurs précédemment cités, nous nous bornerons à établir l'irrigation des glandes, ses rapports avec la circulation générale et le cœur, en choisissant, parmi les Serpents à glandes venimeuses, les deux types extrêmes qui synthétisent les autres pour le sujet restreint qui nous occupe : le Tropidonotus parmi les Colubridæ Aglyphes, et la Vipera aspis parmi les Solénoglyphes.

I. — Cœur et vaisseaux immédiatement en rapport avec lui.

Le cœur à trois cavités des Serpents émet par son ventricule

Légende pour les figures représentant la circulation céphalique chez les Serpents.

Cœur et vaisseaux en rapport immédiat avec lui.

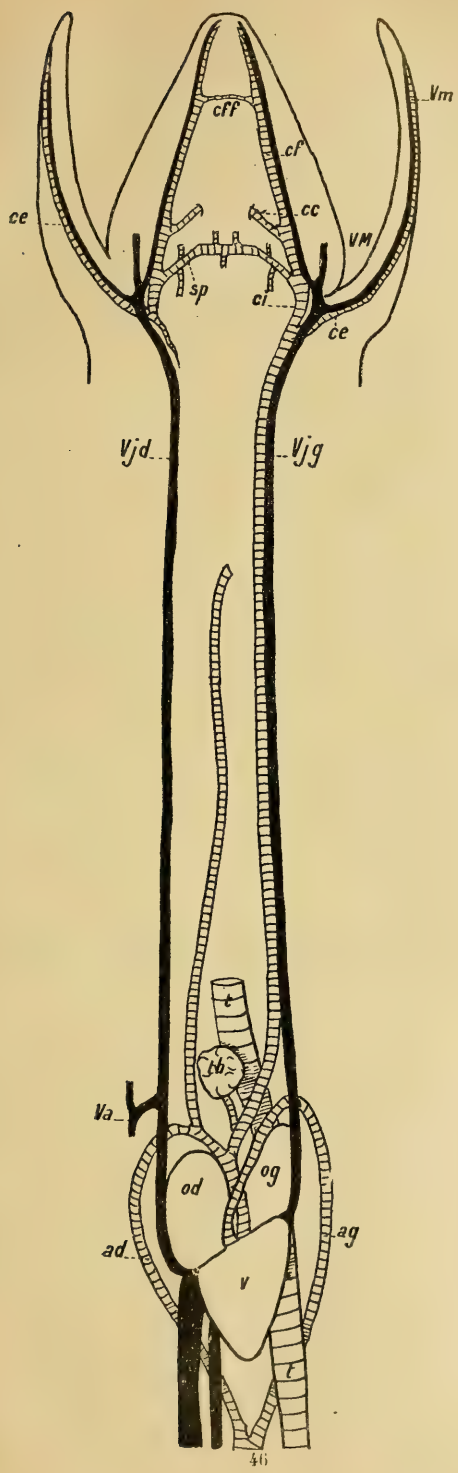
t, trachée.
v, ventricule.
od, oreillette droite.
og, oreillette gauche.
ag, arc aortique gauche.
ad, arc aortique droit.
cp, art. carotide primitive.
vjd, veine jugulaire supérieure droite.
vjg, veine jugulaire supérieure gauche.
va, veine azygos.
vci, veine cave inférieure.
ap, art. pulmonaire.
vp, veine pulmonaire.
th, art. thyroïdienne.

Artères céphaliques.

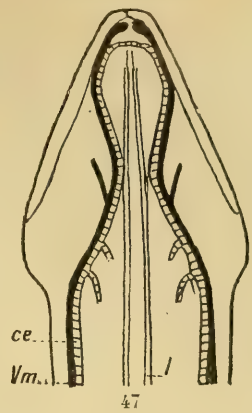
ccg, art. carotide commune gauche.
ce, carotide externe.
pt, art. ptérygoïdienne.
ci. art. carotide interne.
cc, art. carotide interne cérébrale.
sp, première artère spinale.
am, art. maxillaire inférieure ou dentaire inférieure.
gv, art. de la glande venimeuse.
gls, art. des glandes labiales supérieures.
gh, art. de la glande de Harder.
ss, art. sus-orbitaire.
pp, art. ptérygo-palatine.
so, art. sous-orbitaire.
ds, art. dentaire supérieure.
cff, anastomose entre les deux carotides faciales.

Veines céphaliques.

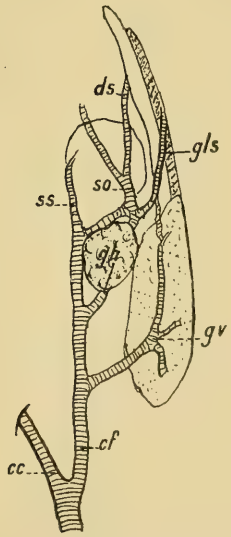
vjd, v. jugulaire commune droite.
vjg, v. jugulaire commune gauche.
vm, v. mentonnière.
vM, v. maxillaire supérieure.
vlc, v. latérale cérébrale.
vdc, v. dorsale cérébrale.
vpc, v. postérieure cérébrale.
vm, v. dentaire inférieure.
vgv, v. de la glande venimeuse.
vls, v. des glandes labiales supérieures.
vgh, v. de la glande de Harder.
ss', sinus veineux sus-orbitaire.
vM, v. maxillaire supérieure.
vmc, v. médiane cérébrale.



46



47



48

Fig. 46 à 48. — Rapports des vaisseaux céphaliques avec le cœur chez *Vipera aspis* : 47. Distribution des vaisseaux sur le plancher buccal chez *Vipera aspis* : 48. Artères glandulaires chez *Tropidonotus natrix*. (Pour la signification des lettres, voir la légende ci-contre.)

deux arcs aortiques, et généralement une artère pulmonaire ; il reçoit par ses oreillettes les veines caves et pulmonaire (fig. 46).

Chez les Boïdæ, qui seuls, parmi les Serpents, possèdent encore deux poumons, le ventricule émet *2 artères pulmonaires* correspondantes, l'une droite, l'autre gauche. Le sang artérialisé revient à l'oreillette gauche par deux veines pulmonaires ; mais chez tous les autres Serpents, où le poumon gauche a disparu, il ne subsiste qu'une *artère pulmonaire* et qu'une *veine pulmonaire*, correspondant toutes deux au poumon unique, le droit. L'artère pulmonaire gauche n'est plus représentée que par un petit cône artériel creux et fermé, de quatre ou cinq millimètres de long, qu'on trouve situé à la base de l'artère droite.

L'artère pulmonaire droite et le petit cône ne sont bien visibles que sur la face postérieure du cœur.

Le ventricule émet en outre, chez tous les Serpents, *2 arcs aortiques*, l'un qui tourne à droite, l'autre à gauche, et qui, se dirigeant en arrière et en haut, se réunissent pour donner l'*aorte postérieure*.

L'arc aortique gauche, avant de se réunir à celui de droite, n'émet aucun vaisseau chez la Vipère ; chez la Couleuvre, O'Donoghue a vu deux très petites branches qui se rendent à l'œsophage.

L'arc aortique droit, ou crosse droite de l'aorte, qu'on aperçoit croisant le gauche dans le sillon interauriculaire de la face ventrale du cœur, donne les branches suivantes :

1° *Les artères coronaires* ;

2° *La carotide primitive* (carotis primaria Rathke), tronc très court, duquel se détache vers l'intérieur l'*artère thyroïdienne* qui, d'après quelques auteurs, serait le vestige de la carotide droite. Owen signale effectivement, chez le Tropidonotus natrix, deux carotides primitives dont la droite fournit un rameau à la glande thyroïde, avant de se continuer en un filament grêle. Le même fait a été observé par d'autres auteurs, notamment par O' Donoghue sur quelques spécimens du même Serpent.

Après avoir émis ce fin rameau, la carotide primitive prend le nom de *carotide commune* (Arteria carotis communis Rathke,

Arteria cephalica Schlem). Cette artère se dirige vers la gauche, entre l'œsophage et la trachée, à laquelle elle envoie trois ou quatre rameaux avant d'atteindre la région postérieure de la tête, où nous la retrouverons : c'est la *carotide commune gauche*, qui seule distribue le sang artériel à toute la tête.

3° *L'artère vertébrale* (Arteria vertebralis Rathke, Arteria collaris Schlem) naît sur la portion supérieure de la boucle de l'arc aortique, se dirige en avant, un peu à droite de la colonne vertébrale, et disparaît dans la musculature de la ligne dorsale, à peu près à la moitié de la distance séparant le cœur du cou, après avoir fourni plusieurs rameaux aux muscles des parois du corps.

Le sang de toute la tête et de la portion antérieure précordiale du corps est ramené au cœur par les deux veines jugulaires, de telle façon que les vaisseaux veineux de ces portions sont symétriques (sauf en ce qui concerne le poumon).

La veine jugulaire commune gauche (V. jugularis sinister Schlem) conserve son nom jusqu'au voisinage du cœur, puisqu'il n'existe pas de veine sous-clavière ; elle s'accole au bord externe de la carotide commune, jusqu'à une petite distance du cœur; continuant sa route en ligne droite, tandis que la carotide se dirige vers la ligne médiane, passe sur le bord ventral de l'arc aortique gauche, longe le bord dorso-latéral de l'oreillette gauche, suit le sillon auriculo-ventriculaire correspondant, et de là oblique brusquement vers la droite, pour aboutir au sinus veineux qui précède l'oreillette droite.

Dans sa portion antérieure, elle reçoit quelques veines de l'œsophage ; dans le sillon auriculo-ventriculaire, elle reçoit les veines coronaires.

La veine jugulaire commune droite (V. jugularis dextra Schlem) affecte la même disposition que la gauche ; mais elle chemine seule et, au niveau de l'oreillette droite, elle reçoit un important tribulaire, la veine azygos. Après quoi, elle s'unit à la veine cave postérieure pour former la portion la plus grande du sinus veineux.

II. — Vaisseaux céphaliques.

Artères. — L'artère carotide commune gauche pourvoit à toute l'irrigation de la tête, puisque sa symétrique a disparu dans la portion cervicale au cours du développement. Mais la communication entre les vaisseaux artériels symétriques de la tête est assurée par trois anastomoses :

La première est située au-dessous du bulbe, et réunit les deux carotides internes ; la deuxième se trouve en avant du cerveau, au niveau du chiasma des nerfs optiques, et réunit les deux branches antérieures des carotides cérébrale et faciale ; la troisième se trouve sur le plancher buccal, derrière la symphyse mandibulaire, et réunit les extrémités des carotides externes (fig. 46 et 47).

Au niveau de l'articulation quadrato-mandibulaire gauche, la carotide commune se bifurque et donne deux branches principales : les carotides externe et interne.

L'artère carotide externe gauche (Carotis externa Rathke, Arteria inframaxillaris Schlem) se dirige aussitôt en bas, en avant et en dedans, entre le plancher pharyngien et le muscle mylo-lhyoïdien, vers la gaine de la langue ; puis elle se réfléchit vers l'extérieur pour suivre le bord interne et antérieur de la mandibule, accompagnée par la veine correspondante, le nerf glosso-pharyngien et les branches cutanées de l'hypoglosse. A une petite distance de la symphyse, une anastomose bien distincte la réunit à sa symétrique (fig. 46 et 47).

L'artère carotide externe droite est semblable à la gauche, sauf que la carotide commune dont elle émane chez l'embryon a disparu, et se trouve représentée seulement par un court vaisseau, qui occupe en arrière de l'articulation droite la position normale, mais qui se termine bientôt en un filament très ténu.

Cette carotide reçoit le sang artériel, non seulement de l'anastomose antérieure, mais encore de l'anastomose entre les deux carotides internes.

La distribution de l'artère carotide interne dans les portions dorsale et latérale de la tête est la même des deux côtés ; la description d'un côté s'appliquera donc à l'autre.

L'artère carotide interne (Carotis interna Rathke, Art. cephalica et Art. carotis communis Schlem), à partir de la bifurcation de la carotide commune, se dirige en avant et vers le haut, formant avec les nerfs vague et hypoglosse, ainsi que les veines

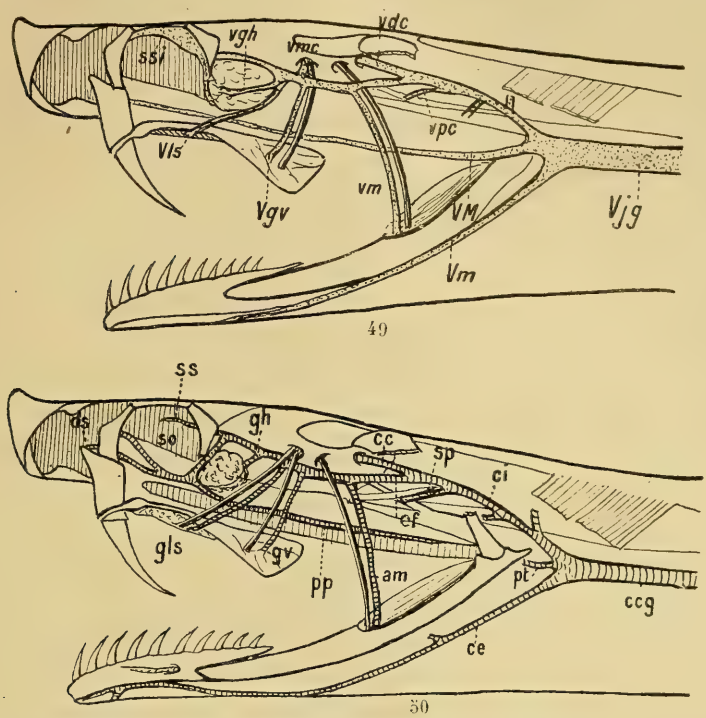


Fig. 49 et 50. — Vaisseaux céphaliques et glandulaires chez *Vipera aspis* : 49, Veines; 50, Artères. (Pour la signification des lettres, voir la légende, page 42.)

correspondantes, un collier vasculo-nerveux qui contourne le bord postérieur et inférieur du digastrique, jusqu'au niveau de la columella auris. Elle passe alors sous le quadratum et la columelle, et, à une petite distance du trou postérieur du prootique, se bifurque en une branche interne, *la carotide cérébrale* et une branche externe, la *carotide faciale* (fig. 46).

Avant cette bifurcation, la carotide interne émet des artères pour les muscles de la région postérieure de la tête et du cou :

1° Une artère à l'œsophage ;

2° Une artère au muscle cervico-angulaire et à la peau ;

3° Une artère au muscle ptérygoïdien externe ;

4° Une artère au muscle digastrique ;

5° Une artère au muscle temporal postérieur;

6° Une artère au sphéno-ptérygoïdien;

7° La première artère spinale : celle-ci s'engage dans la membrane occipito-atloïdienne, et, passant sous le bulbe, s'anastomose, comme l'a montré Schlem, avec sa symétrique, ce qui fait ainsi passer le sang artériel de la carotide interne gauche dans la droite.

A partir de la bifurcation qui se trouve un peu en arrière du prootique, la branche interne qui constitue la *carotide cérébrale* se dirige en avant et en dedans vers un orifice de l'occipital situé immédiatement au-dessous du squamosal, et pénètre dans le crâne pour donner à l'intérieur de celui-ci les artères *carotides cérébrales : postérieure, médiane et antérieure.* La branche externe, ou *carotide faciale*, se dirige en avant, appliquée contre la fosse temporale et au-dessous des racines d'émergence du trijumeau, formant jusqu'au postfrontal un arc duquel émergent les vaisseaux qui irriguent les muscles et les glandes de la région (fig. 50).

Le premier de ces vaisseaux est l'*artère maxillaire inférieure* ou *mandibulaire* (syn. Art. dentalis inferior Rathke ; Art. alveolaris inferior Schlem). Elle se dirige en dehors et en bas, doublant le nerf dentaire inférieur, de la racine maxillaire inférieure du trijumeau, pénètre avec lui dans le canal mandibulaire, et en sort en avant par le trou dentaire, sous le nom d'*artère mentale* (Art. mentalis Rathke). Cette portion irrigue les tissus des lèvres et, chez les Couleuvres, la région antérieure des glandes labiales, tandis qu'un rameau, sortant d'un orifice situé en arrière du dentaire, en irrigue la région postérieure.

Chez la Couleuvre à collier, O' Donoghue figure cette artère maxillaire comme une branche de la carotide interne, qui serait émise entre sa bifurcation et le lieu d'origine de la première artère spinale ; ce qui montrerait que ce lieu d'émergence n'est pas absolument fixe. Toutefois, chez la Vipère aspic, nous l'avons toujours vue dériver de la carotide faciale. Cette carotide fournit ensuite les artères de tous les muscles élévateurs antérieurs de la mandibule, des muscles cranio-palatins et des glandes. Pour ne pas surcharger la figure, nous n'avons repré-

senté entre l'orbite et l'artère mandibulaire que les artères glandulaires.

La première qui se présente dessert à la fois la région postérieure du maxillaire supérieur et celle de la parotide chez les Colubridæ Aglyphes et Opisthoglyphes : nous pouvons l'appeler aussitôt *artère de la glande venimeuse* (syn. Ramus glandulæ superioris posterior, Schlem). Elle descend effectivement vers la glande venimeuse chez la Vipère, en suivant le bord postérieur de son nerf, puis se divise en plusieurs rameaux avant d'aborder la capsule de la glande par la région moyenne de la face interne.

Cette branche affecte exactement la même disposition chez les Protéroglyphes que chez les Viperidæ. Chez les Aglyphes, et notamment le Tropidonotus natrix, l'artère, qui aborde aussi la glande venimeuse par sa région postérieure, s'y distribue et, en avant, émet un petit rameau qui s'anastomose avec un rameau correspondant de l'artère desservant les glandes labiales (fig. 48). Chez les Boïdæ et autres Serpents non venimeux, elle ne dessert que le maxillaire et mérite seulement le nom d'artère maxillaire supérieure et postérieure.

L'*artère des glandes labiales supérieures* (syn. Ramus glandulæ maxillaris superioris anterior, Schlem) est tout à fait indépendante de la précédente chez les Serpents venimeux, Protéroglyphes et Solénoglyphes. Elle suit en dehors de l'orbite le rameau labial supérieur du trijumeau, le long du bord externe de la lèvre supérieure. Chez les Colubridæ Aglyphes, elle irriguerait en outre, par un rameau anastomotique, la portion antérieure de la glande venimeuse, ainsi que les dents postérieures, comme l'a signalé O' Donoghue. Elle fournit en outre des rameaux au palatin et à la glande nasale.

En avant de l'artère des glandes labiales, la carotide faciale émet l'*artère de la glande de Harder*, qui aborde celle-ci par son bord postérieur et inférieur; puis le vaisseau, passant sur le bord supérieur de cette glande, se bifurque en deux branches terminales, immédiatement en arrière du postfrontal; *la branche externe terminale de la carotide faciale* descend entre le postfrontal et la glande vers la région inférieure et postérieure de l'orbite. A ce niveau, qui correspond à l'arc ptérygo-palatin, cette branche donne une *artère palato-ptérygoïdienne*, qui suit le bord externe

de l'arc osseux ptérygo-palatin. Puis, en avant, sur le plancher de l'orbite, se produit une bifurcation de la branche terminale externe, en un *rameau sous-orbitaire* qui se dirige en dedans et en avant, accompagnant le nerf de même nom vers l'orifice antéro-interne de l'orbite, et un rameau externe ou *dentaire supérieur*, qui va aborder par sa face postérieure la branche montante du maxillaire chez la Vipère, la région antérieure de ce maxillaire chez la Couleuvre.

La branche interne terminale de la carotide faciale, ou sus-orbitaire (syn. Art. carotis cerebralis, Schlem) passe sous le post-orbital, et se dirige, en suivant un arc irrégulier, vers la paroi supérieure et interne de l'orbite, puis vers le trou optique, où elle s'anastomose avec l'artère ophtalmique. Cette anastomose permet au sang de la carotide faciale gauche de passer dans la faciale droite et ferme le cercle artériel de Willis.

Dans son court trajet intra-orbitaire, cette artère donne des rameaux à la portion antérieure de la glande de Harder, aux muscles du globle de l'œil, et à ce goble lui-même.

Nous avons résumé dans le tableau suivant les subdivisions de la carotide commune dont on pourra suivre le trajet sur les figures 46, 48 et 50.

SUBDIVISIONS DE LA CAROTIDE COMMUNE.

1° Carotide externe.....	Art. mylo-hyoidïenne. Art. linguale. Art. trachéenne antérieure.
2° Carotide interne.....	Art. cervico-angulaire. Art. ptérygoïdienne. Art. du digastrique. Art. du sphéno-ptérygoïdien. Art. du temporal postérieur.
Cérébrale.....	Art. cérébrales : postérieure, moyenne, antérieure.
Faciale.....	Art. mandibulaire. Art. mentale. Art. de la glande venimeuse. Art. des glandes labiales supérieures. Art. dentaire supérieure. Art. de la glande de Harder. Art. des muscles temporaux. Art. palato-ptérygoïdienne, Art. sous-orbitaire. Art. sus-orbitaire.

Veines. — Elles ont été récemment décrites en grand détail par Bruner (87) chez Tropidonotus natrix. Nous les avons suivies également dans leurs rameaux les plus importants chez la même couleuvre et chez Vipera aspis. Elles suivent d'ailleurs le trajet des artères et des nerfs, formant un cordon compris dans la même gaine, ou séparées par l'épaisseur des arcs osseux qu'elles irriguent.

Elles sont, comme nous l'avons vu, parfaitement symétriques depuis l'extrémité rostrale jusqu'au niveau de l'articulation quadrato-mandibulaire (fig. 49).

La veine mentonnière (syn. Mandibularis, Bruner; V. inframaxillaire, Schlem) naît d'un petit sinus de l'extrémité antérieure de la mandibule. Elle se dirige en arrière, à côté et en dehors de la carotide externe. Pendant son trajet sur le plancher buccal, elle reçoit les veines venant de la trachée, de la gaine de la langue, des muscles intermandibulaires et mylohyoïdien.

Elle se jette dans la veine maxillaire au niveau de l'articulation quadrato-mandibulaire, un peu au-dessous du confluent de cette veine avec le système veineux céphalique latéral.

Les bases des veines mandibulaires, maxillaires, céphaliques latérales ainsi que l'extrémité antérieure de la jugulaire commune sont, d'après Bruner, entourées de muscles constricteurs dont il a donné la morphologie et la fonction.

La veine maxillaire (V. maxillaris, Bruner; V. palatina, Schlem) commence également dans un petit sinus situé derrière le prémaxillaire, sinus ayant une double anastomose avec son symétrique. Elle se dirige de là vers la cavité nasale, puis sous le plancher de l'orbite et le palais, pour rejoindre en arrière la veine mandibulaire. Elle a comme principal affluent la *veine palato-ptérygoïdienne* (syn. Sinus palato-pterygoïdeus, Bruner) qui longe le côté interne de l'arc palato-ptérygoïdien, et que l'on aperçoit par transparence à travers la muqueuse palatine. La veine maxillaire est superficielle dans sa région postérieure, et s'aperçoit au moment où elle quitte l'arc sur le milieu saillant du muscle ptérygoïdien externe.

Le système veineux latéral céphalique (syn. V. capitis lateralis, Grosser et Brezina) reçoit le sang du territoire irrigué par la

carotide interne; il naît du bord postérieur du sinus orbital; la veine qui en résulte se dirige vers le côté externe de la carotide interne faciale dont il est séparé par les racines du trijumeau. Elle passe, en accompagnant étroitement l'artère, sur la face temporale, d'avant en arrière, jusqu'au-dessous du quadratum, puis s'incurve vers l'articulation mandibulaire, où elle rejoint les veines précédentes (mandibulaire et maxillaire) pour former la veine jugulaire commune.

Dans son parcourt elle reçoit :

1° *Une veine de la glande de Harder* ;

2° *La veine médiane cérébrale*, qui sort du cerveau avec la racine antérieure du trijumeau ;

3° *Une grosse veine venant des muscles temporaux* antérieurs et de la glande venimeuse. Cette veine suit étroitement l'artère maxillaire et rejoint la veine du système latéral au niveau où l'artère mandibulaire abandonne la carotide interne ;

4° *Une veine dorsale céphalique*, qui sort de la cavité cranienne par le même orifice que la carotide interne céphalique ;

5° *La veine cérébrale postérieure*, avec son petit rameau spinal; elle suit le trajet de la première artère spinale ;

6° *Les veines des muscles postérieurs de la tête*, temporal postérieur, digastrique ;

7° *Une veine cervicale* venant du collier musculaire dépresseur de la mandibule.

La figure 49 représente cet ensemble chez Vipera aspis ; nous l'avons trouvé conforme chez le Tropidonotus natrix.

IV. — Nerfs de l'appareil venimeux.

La tête des Serpents est innervée d'avant en arrière par les nerfs *olfactif*, *optique*, *facial*, et par les nerfs du groupe du *trijumeau*. Leur disposition générale a été figurée schématiquement par Owen (84) pour le Python, et reproduite par la plupart des auteurs, qui l'ont appliquée à tous les autres Serpents.

Parmi ces nerfs, le *moteur oculaire commun*, le *pathétique*, le *moteur oculaire externe* sont visibles dans la cavité orbitaire ; le *trijumeau* lui-même peut être suivi dans tout son trajet à par-

tir des orifices par lesquels il sort du crâne; il en est de même du *facial*, qui forme un collier entourant le digastrique et l'articulation quadrato-mandibulaire, avant de se fondre dans le plexus parotidien.

De tous ces nerfs, c'est le trijumeau qui nous intéresse plus spécialement au point de vue de l'innervation glandulaire et de celle des muscles qui concourent au mécanisme de la morsure. Il sort du crâne par les deux orifices du prootique, donnant une racine postérieure mixte et une racine antérieure sensitive.

a) Racine postérieure. — Elle sort du crâne par le trou postérieur du prootique en un faisceau de nerfs qui composent la branche maxillaire inférieure du trijumeau et desservent les muscles pariéto-mandibulaires, ceux de la base du crâne et la mandibule.

Les rameaux les plus superficiels, que nous désignerons par les organes qu'ils desservent, sont d'arrière en avant :

N. du digastrique, qui naît isolément, et forme un arc passant sous le quadratum avant de pénétrer par la face postéro-interne dans le muscle digastrique ;

N. du temporal postérieur ; il pénètre entre les deux faisceaux internes des muscles, avant de se ramifier pour en desservir les trois plans ;

N. dentaire inférieur ; c'est la branche la plus volumineuse du faisceau. Elle descend directement de son origine vers le foramen de l'articulaire, s'engage dans le canal dentaire, et ressort par des orifices situés sur la face externe de la mandibule ;

N. du temporal moyen ;

N. du pariéto-mandibulaire profond ;

N. du temporal antérieur (pour la portion droite du muscle) ;

N. du compresseur courbe (pour la portion du temporal antérieur récourbée sur la glande venimeuse chez les Protéroglyphes et les Viperidæ.

Les branches profondes desservent les muscles de la base du crâne ; ce sont, d'arrière en avant, les suivantes :

N. du sous-occipito-angulaire ;

N. du sphéno-ptérygoïdien ;

N. des ptérygoïdiens, qui descendent en trois ou quatre

rameaux sur le m. ptérygoïdien externe; l'une des branches innerve le ptérygoïdien interne.

b) Racine antérieure. — C'est la plus volumineuse des deux. Elle est formée chez le Python regius par un ruban représentant la branche maxillaire supérieure, et aussi large que le petit muscle pariéto-mandibulaire profond, qu'elle croise en le recouvrant, et de deux petits cordons antérieurs qui innervent l'un le muscle pariéto-mandibulaire, l'autre le muscle post-orbito-ptérygoïdien. Ces deux petits nerfs représentent pour quelques auteurs la branche ophtalmique du trijumeau.

La grosse branche maxillaire supérieure se divise en arrière du postorbital en deux rameaux : l'un inférieur et externe, qui longe sur toute son étendue la face externe du maxillaire et dessert le cordon glandulaire de la région ainsi que le tissu labial, c'est le *nerf labial supérieur*; l'autre branche est interne et devient sous-orbitaire. Elle fournit d'abord, sur son bord inférieur, le *nerf sphéno-palatin*, puis se bifurque vers la région moyenne du plancher de l'orbite. La branche la plus importante continue la direction primitive, passe sous le bord inférieur externe du préfontal, et, en avant de l'orbite, pénètre dans le maxillaire par un orifice situé sur son bord supérieur et postérieur, donnant ainsi le *nerf dentaire supérieur*, tandis que la petite branche interne se dirige vers l'angle interne et antérieur de l'orbite pour passer dans la région médiane nasale où elle se termine.

Chez les Colubridæ Aglyphes et Opisthoglyphes (fig. 51, pl. I) la grosse branche postérieure de la racine antérieure

---

Légende pour les figures représentant les nerfs glandulaires de la tête des Serpents.

Nerf trijumeau :

O, *Branche ophtalmique.*

MS, *Branche maxillaire supérieure.*

ds, n. dentaire supérieur.
so, n. sous-orbitaire.
ls, n, des glandes labiales supérieures et du maxillaire.
gv, n. de la glande venimeuse.

MI, *Branche maxillaire inférieure.*

tam, n. des temporaux antérieur, moyen et profond.
pe, n. des ptérygoïdiens.
sp, n. des sphéno-ptérygoïdiens.
di, n. dentaire inférieur.
tp, n. du temporal postérieur.
d, n. du digastrique.

émet en outre, en arrière de l'émergence du nerf labial supérieur, un nerf volumineux destiné à la glande maxillaire supérieure et postérieure (glande parotide de Leydig ou glande venimeuse des Physiologistes). Ce deuxième nerf glandulaire descend verticalement vers la face interne de la glande, et se subdivise en trois ou quatre rameaux avant de pénétrer dans les cloisons interlobulaires.

Cette modification est reproduite intégralement chez les Colubridæ Protéroglyphes (*Naja*, *Hydrophis*, *Atractaspis*...) : le même nerf qui dessert la glande maxillaire postérieure des Colubridæ considérés longtemps comme non venimeux innerve la glande venimeuse indépendante des Protéroglyphes, établissant ainsi, d'après l'interprétation de quelques auteurs, une homologie entre les deux glandes, homologie que compléterait encore la disposition des vaisseaux glandulaires. Ce nerf est émis, comme chez la Couleuvre, par la branche maxillaire supérieure après sa sortie du crâne. L'individualisation de ce nerf glandulaire semble plus complète encore chez les Viperidæ (fig. 52, pl. I), car il est déjà séparé de son faisceau d'origine à la sortie du crâne. Mais les auteurs ont trop insisté sur « l'existence d'un nerf spécial » pour desservir la glande venimeuse. Ce nerf est distinct, il est vrai ; mais l'exemple des Colubridæ nous en montre l'origine commune avec celle du nerf labial maxillaire supérieure du trijumeau. Ce caractère ne saurait pas plus différencier à lui seul les glandes venimeuses des glandes labiales que les trois ou quatre rameaux qui descendent de la racine postérieure du trijumeau sur le muscle ptérygoïdien externe ne permettent de dissocier ce faisceau en plusieurs muscles.

La structure histologique des glandes, l'action physiologique de leur sécrétion, fourniraient de meilleurs caractères, soit pour homologuer les glandes maxillaires postérieures des Aglyphes et des Opisthoglyphes, avec la glande venimeuse des Protéroglyphes, et des Solénoglyphes, soit pour distinguer chez un même sujet les deux sortes de glandes sus-maxillaires, bien que ces caractères eux-mêmes n'aient qu'une portée limitée, en raison du peu de variations des types glandulaires, et des ressemblances qui existent souvent entre les sécrétions de glandes histologiquement distinctes.

Le tableau suivant résume la distribution du trijumeau dans l'appareil venimeux de la Vipère, distribution que permettra de suivre la figure 52, planche V.

Distribution du trijumeau dans l'appareil venimeux.

Racine postérieure (mixte et surtout *motrice*) (= branche maxillaire inférieure).	Branches superficielles.	N. du digastrique. N. du temporal postérieur. N. dentaire inférieur. N. du temporal moyen. N. du pariéto-mandibulaire profond. N. du temporal antérieur (pour la portion droite du muscle). N. du compresseur courbe.
	Branches profondes.	N. du sous-occipito-angulaire. N. du sphéno-ptérygoïdien. N. des ptérygoïdiens.
Racine antérieure (sensitive et glandulaire) (branche maxillaire supérieure + branche ophtalmique).		N. de la glande venimeuse. N. des glandes labiales et de la région labiale supérieure. N. sous-orbitaire externe ou dentaire N. sous-orbitaire interne supérieur. N. de la glande de Harder. N. du muscle pariéto-ptérygoïdien. N. du pariéto-palatin.

V. — Musculature de la tête des Serpents.

Comme celle de la vascularisation, de l'innervation et des glandes, l'étude de la musculature de la tête que nous avons faite, concurremment avec celle de son squelette, chez les diverses familles de Serpents représentées dans les collections du Muséum, nous a montré que la constitution de toutes ces parties présente une grande homogénéité et peut être considérée comme typique et complète, sauf en ce qui concerne les rapports avec les glandes, dans la famille des Boïdæ.

Les Typhlopidæ, malgré leur situation à part dans la constitution générale des Ophidiens, ne présentent, au point de vue musculature, que des différences très réduites avec les Boïdæ. Nous n'avons pu vérifier s'il en est ainsi pour les Glauconiidæ et les Uropeltidæ; mais il en est encore de même pour les Ilysiidæ, les Xenopeltidæ et les Amblycephalidæ, reliés plus

directement aux Boïdæ, et dont nous montrerons les caractérisques.

Les modifications qui se produisent dans la composition des parties molles de la tête sont corrélatives de celles de son ossature, et du perfectionnement graduel de l'appareil venimeux.

Chez tous les Aglyphes et les Opisthoglyphes, le mécanisme même de la morsure est semblable à celui qu'on observe chez les Serpents non venimeux, et l'inoculation du venin est assurée, comme nous le verrons, par une très petite différenciation morphologique dans les dimensions des dents, devenues des crochets plus ou moins acérés, pourvus ou non d'une rainure, tandis que des modifications plus profondes s'observent déjà chez les Protéroglyphes, où des types de passage, soit aux Opisthoglyphes, soit aux Solénoglyphes, rendent ce groupe particulièrement intéressant.

Ce qu'il importe de bien remarquer, c'est que les Serpents venimeux ne constituent pas un groupe essentiellement différent des autres Serpents; les types les plus extrêmes, depuis les Pythons et les Couleuvres, prématurément qualifiées d'*innocentes* par Duvernoy, jusqu'aux Vipères les plus redoutées, sont reliés entre eux par une chaîne ininterrompue de formes, dont les chaînons les plus significatifs sont constitués par les Protéroglyphes.

Ce n'est donc que pour la commodité de l'exposition, et sans y insister d'ailleurs, que nous subdiviserons notre étude en en prenant comme base les Boïdæ, et en suivant les modifications : 1° dans les familles qui en diffèrent le plus (Typhlopidæ, Glauconiidæ) ; 2° chez les Aglyphes et les Opisthoglyphes ; 3° chez les Protéroglyphes ; 4° et enfin chez les Solénoglyphes.

Le mécanisme de l'inoculation du venin, qui semble à priori si compliqué chez les Viperidæ, nous apparaîtra en outre plus simple quand nous l'aurons dégagé de celui de la morsure, qui est identique chez tous les Serpents.

Muscles de la tête du Python regius. — Après avoir incisé la peau de la tête sur la ligne médiane et l'avoir rejetée latéralement, on aperçoit les portions nasale et frontale du crâne mises à nu et, dans la moitié postérieure, la masse des muscles

superficiels, dont les uns sont moteurs de la mandibule, et dont les autres réunissent la face dorsale du crâne au cou.

Ceux d'entre ces muscles qui appartiennent exclusivement à la tête forment deux groupes de muscles antagonistes : les antérieurs ou temporaux (*Parietali-quadrato-mandibularis* de d'Alton et Hoffmann), qui prennent insertion sur le pariétal et le quadratum d'une part, et d'autre part sur la mandibule ; ils comblent toute la fosse temporale et sont *élévateurs de la mandibule* ; les muscles postérieurs qui, prenant point d'appui en haut sur le crâne et sur le cou, en bas sur l'extrémité supérieure de l'apophyse articulaire, et sur le bord inférieur de la mandibule, en sont les *dépresseurs*.

Les muscles profonds, que recouvrent les précédents, relient au crâne le palais mobile, à celui-ci les mandibules, et enfin les maxillaires aux mandibules. Au point de vue du mécanisme adjuvant de la morsure, ils forment deux groupements principaux, les uns fonctionnant comme élévateurs et protracteurs, les autres comme dépresseurs et rétracteurs du palais et du maxillaire tout entier.

Enfin la préhension de la proie vivante nécessitant le plus souvent chez les Serpents la projection du corps en avant, nous aurons à ajouter aux muscles intrinsèques de la tête ceux qui la relient au cou pour en permettre spécialement la détente.

Nous suivrons donc dans notre description l'ordre suivant :

Muscles. { Élévateurs de la mandibule,
Dépresseurs de la mandibule,
Protracteurs du palais et du maxillaire,
Rétracteurs du palais et du maxillaire,
Projecteurs de la tête. }

1° *Muscles élévateurs de la mandibule* (fig. 54, Pl. I, et 55, Pl. II).

Ces muscles, bien visibles sur les figures qui représentent les faces dorsale et latérale de la tête, forment trois faisceaux principaux, et un autre beaucoup plus réduit et pour ainsi dire accessoire.

D'avant en arrière, le *muscle temporal antérieur*, désigné ainsi par Duvernoy (syn. *masseter*, de Owen), qui limite en avant la commissure labiale.

Son insertion supérieure fixe occupe la moitié antérieure de la crête externe du pariétal. Ses fibres se dirigent de là en arrière et en bas, en un plan qui passe, comme les autres muscles temporaux, sous le fort ligament *articulo-maxillaire*, qui réunit l'apophyse articulaire antérieure de la mandibule à l'extrémité postérieure du maxillaire, et qui envoie d'autre part un faisceau important à la peau de la commissure labiale.

La portion sus-commissurale du temporal antérieur est seule charnue ; au-dessous le muscle se prolonge en un mince voile aponévrotique qui laisse transparaître les muscles sous-jacents et s'étale en éventail, en s'insérant sur la plus grande partie du bord inférieur externe de la mandibule située en arrière du dentaire.

Le *muscle temporal moyen* (syn. *temporal* de Owen, *temporal antérieur* des auteurs qui appellent masséter le précédent) a son insertion fixe principalement sur la crête pariétale externe, à la suite du précédent, se rapprochant par conséquent beaucoup de la ligne médiane, et sur une petite surface du prootique.

Les fibres, ainsi étalées, convergent vers la région moyenne du prootique et recouvrent la face latérale du pariétal dans sa région postérieure ; puis forment un faisceau rétréci qui va prendre son insertion mobile sur la moitié antérieure du bord supérieur de l'articulaire et sur le coronoïde.

Ce muscle, très vigoureux chez le Python et le Dryophis, est le principal élévateur de la mandibule.

Il occupe presque toujours une situation un peu plus profonde que le précédent et le suivant ; il est même parfois masqué dans la plus grande partie de sa surface par le temporal antérieur, ne laissant en plan superficiel qu'un mince triangle à base supérieure convexe correspondant à son insertion fixe, et qui plonge sous les plans musculaires des deux temporaux extrêmes, d'où le nom de *temporal profond* sous lequel on le désigne encore. Il est parfois si réduit qu'il semble n'être qu'un faisceau accessoire et interne du temporal antérieur, comme chez le *Dendraspis angusticeps*. Aussi ne faut-il pas s'étonner que certains auteurs ne le mentionnent pas isolément. On le distinguera néanmoins des deux temporaux extrêmes, quelle qu'en soit la réduction, par sa position moyenne intermédiaire ou superposée aux deux

orifices du prootique, par lesquels émergent les faisceaux nerveux maxillaires supérieur et inférieur, qui l'isolent en profondeur des temporaux extrêmes, et par son insertion constante sur le bord supérieur de l'articulaire.

Le *muscle temporal postérieur* de Duvernoy (même désignation dans Owen) est, chez le *Python*, le plus massif des muscles temporaux. Il prend son insertion supérieure fixe sur le bord externe et toute la face antérieure du quadratum. Ses fibres se dirigent de là en avant et en bas, comblant tout le sommet du triangle compris entre cet os, la mandibule et le bord postérieur des autres muscles temporaux. Son insertion inférieure sur la moitié postérieure de l'articulaire est divisée en trois plans : 1° un plan superficiel, dont les fibres très obliques d'arrière en avant s'insèrent sur le bord inférieur et externe de l'articulaire, marquant en avant le bord postérieur de l'insertion du temporal moyen, et partiellement recouvert à son tour par l'expansion aponévrotique rayonnante du temporal antérieur ; 2° un plan moyen qui prend insertion dans la gouttière supérieure de l'articulaire, et se trouve séparé du précédent par un fascia ; 3° un plan interne, qui s'insère sur le bord supérieur interne de la même région.

Ces deux derniers plans sont séparés par le rameau dentaire de la branche maxillaire inférieure du trijumeau et par le nerf destiné au muscle lui-même, qui s'insinue et se ramifie entre les deux plans.

L'ensemble de ces deux plans est désigné par W. J. Mc Kay (10) sous le nom de ptérygoïdien externe ; mais c'est là une désignation qui prête à l'ambiguïté quant à l'une des insertions, car ces portions moyenne et profonde du temporal postérieur sont, comme sa portion superficielle, strictement quadrato-mandibulaires, et n'ont que des rapports de contact avec les muscles ptérygoïdiens proprement dits.

Au-dessous de la couche superficielle des muscles temporaux, on trouve une lanière musculaire beaucoup plus réduite, et qui est désignée par les auteurs sous le nom de *muscle pariéto-mandibulaire profond* (fig. 53, pl. I).

Cette mince lanière descend de la région moyenne du pariétal, prend insertion au pied de la crête pariétale immédia-

tement au-dessous de l'insertion du temporal moyen, passe sous le faisceau d'émergence de la branche maxillaire supérieure du trijumeau, et s'insère inférieurement sur le bord supérieur moyen de l'articulaire, doublant partiellement l'insertion du temporal moyen.

Chez les Sauriens, il se trouve en rapport avec la portion supérieure de la columelle.

Cette bandelette que d'Alton et Hoffmann rattachent au temporal antérieur, que ses insertions rattachent d'une manière rationnelle au temporal moyen, en semble isolée vers le milieu par le faisceau nerveux maxillaire supérieur, c'est-à-dire par la racine antérieure tout entière du trijumeau, mais ce rapport, quoique général, n'est pas absolument constant : chez le *Crotalus terrificus*, nous avons trouvé le petit faisceau placé au-dessus du tronc nerveux, et inséré en haut sur la crête pariétale même, à la suite du temporal moyen, dont il semblait représenter ainsi extérieurement le bord postérieur. L'insertion inférieure se trouvait sur le bord supérieur de l'extrémité de l'angulaire, immédiatement en arrière du dentaire.

Quand on en suit les variations dans les différents groupes, on voit que ses insertions se déplacent en haut suivant toute une ligne parallèle et inférieure à la crête pariétale, c'est-à-dire suivant les insertions des temporaux antérieur et moyen ; en bas sur tout le bord mandibulaire correspondant à l'insertion de ces deux muscles, de telle façon qu'il descend de la région temporale soit normalement (*Python*), soit obliquement d'avant en arrière (*Cœlopeltis*, *Vipera*, *Xenopeltis*. *Naja*...), ce qui est le cas le plus général, soit exceptionnellement d'arrière en avant.

Il manque parfois d'une manière absolue, ou ne peut se distinguer du temporal moyen, chez *Amblycephalus moellendorffii* et *Typhlops punctatus*, mais quand il existe, sa position profonde et la constance de son insertion sur le bord supérieur de l'articulaire le rattachent plus au temporal moyen qu'au temporal antérieur.

2° *Muscles dépresseurs de la mandibule* (fig. 54, Pl. I).

Sur toute la face postérieure du quadratum se trouve appliqué un muscle, appelé *digastrique* par Duvernoy et

qu'on a assimilé au ventre postérieur du muscle de même nom des Vertébrés supérieurs (syn. *post-tympano-articulaire*, de Dugès, *tympano-mandibulaire* de Owen, *occipito-quadrato-mandibulaire* de Hoffmann). Cette dernière désignation lui conviendrait particulièrement chez le *Python*, où il est formé de deux faisceaux inégaux : l'un antérieur, le principal et le seul constant, dont les fibres s'insèrent, d'une part, obliquement de bas en haut et d'arrière en avant, sur toute la face postérieure du tympanique ou quadratum, et d'autre part sur la petite surface qui termine en haut l'apophyse articulaire postérieure de la mandibule.

Ce faisceau existe seul chez *Amblycephalus moellendorffii*, *Tropidonotus natrix*,... et justifie à ce point de vue l'appellation de Dugès. Mais le plus généralement il est, comme chez le *Python*, chez la *Morelia*, doublé postérieurement par un faisceau de fibres parallèles au grand axe du quadratum, faisceau relié au premier par une aponévrose, et qui, tout en ayant même insertion inférieure, dépasse et recouvre partiellement en haut l'articulation quadrato-squamosale, avant de prendre son insertion fixe sur les occipitaux latéraux, dans le sillon qui se trouve entre le sus-occipital et l'exoccipital, et sur le tiers postérieur du squamosal.

On voit par là qu'en se contractant le digastrique fait pivoter la mandibule autour de son articulation, et qu'en en élevant l'extrémité terminale postérieure, il en abaisse toute la portion située au-devant de l'articulation ; mais pour que les muscles élévateurs aussi bien que les dépresseurs puissent produire cet effet utile et synergique, il faut que l'extrémité inférieure du quadratum soit immobilisée ; c'est à cet usage que répond le muscle *cervico-angulaire* de Duvernoy (syn. *cervico-mandibulaire* de Cuvier, *Cervico-tympanique* de Dugès, *retractor ossis quadrati* de d'Alton). Prenant son insertion fixe sur l'aponévrose du muscle spinal au niveau des premières vertèbres cervicales, de la deuxième à la cinquième, il forme une bande musculaire qui se dirige en avant, en bas et en dehors, vers le tissu fibreux de l'articulation, recouvre l'extrémité inférieure du digastrique, et envoie même en avant des insertions tendineuses à la peau de la joue et de la commissure. Ces expansions s'étendent d'arrière en avant sur

la glande nue des Aglyphes et des Opisthoglyphes, ou sur la capsule de la glande venimeuse des Protéroglyphes et des Solénoglyphes. Le muscle cervico-angulaire est essentiellement un tenseur de la commisure labiale et de l'articulation quadrato-mandibulaire.

Son bord postérieur est en rapport avec le bord antérieur du muscle dépresseur principal de la mandibule, désigné sous le nom de *vertébro-mandibulaire* ou *neuro-mandibulaire* de Duvernoy (syn. *cervico-maxillaire*, de Dugès).

L'insertion fixe de ce muscle continue celle du précédent sur l'aponévrose spinale de la cinquième à la treizième vertèbre, formant ainsi un voile ininterrompu dont les deux parties constitutives laissent entre elles un petit intervalle au niveau de l'articulation quadrato-mandibulaire ; sa forme générale est celle d'un triangle à base supérieure vertébrale et à sommet mandibulaire. De son insertion spinale, il se dirige, comme le précédent, en bas, en avant et en dehors, sur les muscles du cou, contourne l'extrémité postérieure de la mandibule, en masquant les muscles de l'extrémité articulaire. A ce niveau, il est rejoint par le costo-mandibulaire.

Le *muscle costo-mandibulaire* de Duvernoy (syn. *costo-maxillaire* de Dugès) est formé par de petites lames musculaires, qui naissent des cartilages costaux des premières côtes, et se fusionnent en une lame unique, en arrière de l'articulation mandibulaire, où elle rejoint le muscle précédent.

Les deux muscles accolés se dirigent ensemble vers la ligne médiane, prennent insertion sur l'os hyoïde, la gaine linguale, s'en éloignent ensuite en divergeant pour s'insérer par une aponévrose sur le bord inférieur moyen de la mandibule.

A partir de l'articulation mandibulaire, la réunion des deux muscles forme la partie charnue du plancher buccal, et l'ensemble prend le nom de muscle *mylo-hyoïdien*. D'Alton et Hoffmann font avec raison du cervico-mandibulaire une portion du dépresseur principal, mais qui, par ses rapports avec l'os hyoïde et la gaine linguale, agit en outre comme rétracteur de celle-ci (fig. 57, pl. II).

La réunion des deux mandibules est assurée vers leur extrémité terminale antérieure par du tissu fibreux, mais en outre

par deux paires de petits faisceaux musculaires symétriques : les antérieurs prennent insertion sur le bord interne des extrémités des dentaires, se dirigent vers la région médiane où leurs fibres tendineuses forment un raphé médian.

Ces *muscles intermandibulaires* antérieurs peuvent être considérés comme une portion terminale détachée du mylo-hyoïdien ; un faisceau de son bord postérieur s'insère à la peau.

Il existe en arrière d'eux un autre faisceau arqué qui sert d'appui aux précédents et qui, après un trajet commun vers la région médiane, se réfléchit vers l'extérieur pour s'insérer sur la portion moyenne du bord inférieur de la mandibule, au-dessus de celles du mylo-hyoïdien : il est formé par les *muscles intermandibulaires postérieurs*.

Ils sont en grande partie recouverts par le mylo-hyoïdien, quand on regarde la région mandibulaire par sa face inférieure ; leur position est donc sous-muqueuse.

Dans la région médiane se trouvent les petits muscles entourant la gaine de la langue (*hyo-vaginiens*) et l'extrémité antérieure de la trachée (*génio-trachéens*).

Tout cet ensemble forme avec la peau et la muqueuse un plancher buccal très extensible. Notons encore l'existence d'un petit faisceau musculaire qui relie la peau latérale du cou au squamosal, c'est le *muscle cervico-squamosal* (syn. : *cervico-mastoïdien*). Il naît par un très fin tendon de l'extrémité postérieure du squamosal, au-dessous du digastrique ; s'écarte de ce dernier et se dirige en arrière et en dehors en passant sous le double collier du cervico-angulaire et du vertébro-mandibulaire avant d'aller s'épanouir et s'insérer sur la face interne du rideau musculaire précédent (*Python*, *Cylindrophis*, *Xenopeltis*, *Amblycephalus*...). Le plus souvent, ce faisceau passe entre les deux muscles cervicaux supérieurs, au-dessous du cervico-angulaire et au-dessus du vertébro-mandibulaire (*Naja bungarus*, *Acanthophis antarcticus*, *Zamenis viridiflavus* *Vipera aspis*) ; parfois même, il passe au-dessus (*Dryophis prasinus*) ; mais il ne semble pas très constant, car nous n'en avons trouvé aucun vestige chez le *Dendraspis angusticeps* et chez le *Crotalus terrificus*.

Bien qu'il n'ait d'autre fonction que d'assujettir au crâne la

MASSON ET CIE, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120 — PARIS - VIe ARR.

Vient de paraître :

ELECTRONIQUE ET BIOLOGIE

PAR LE

Dr P. ACHALME

DIRECTEUR DU LABORATOIRE COLONIAL DU MUSÉUM
ANCIEN CHEF DE CLINIQUE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

1 volume grand in-8 de 728 pages ..... 18 fr.

ÉTUDES SUR LES ACTIONS CATALYTIQUES,
LES ACTIONS DIASTASIQUES
ET CERTAINES TRANSFORMATIONS VITALES DE L'ÉNERGIE

PHOTOBIOGÉNÈSE; ÉLECTROBIOGÉNÈSE; FONCTION
CHLOROPHYLLIENNE

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Anatomie comparée de la tête et de l'appareil venimeux chez les serpents, par Mme M. Phisalix..... 1

6377-13. — Corbeil. Imprimerie Crété.

88e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. XIX. Nos 2 à 6.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XIX — Nos 2 à 6.

Smithsonian Institution, JUN 11 1914 Natural Museum

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)

1914

PARIS 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en Avril 1914.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent en 12 cahiers par an.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

---

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs

---

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1883).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (en cours de publication).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume ..... 15 fr.
22 volumes ..... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Etranger..... 30 fr.

peau du cou, nous l'avons signalé avec les muscles de la région pour n'avoir pas à y revenir, ni à le décrire isolément.

3° *Muscles tenseurs et protracteurs du palais* (fig. 51, 52, 53. Pl. I).

Ils sont dirigés obliquement d'avant en arrière, prenant leur insertion fixe sur le crâne en haut, et leur insertion mobile sur le bord supérieur de l'os ptérygoïde. Il y en a deux chez le Python : l'antérieur ou *post-orbito-ptérygoïdien* de Dugès (syn. *post-orbito-palatin* de Duvernoy; *pterygo-parietalis* de Hoffmann), s'insère dans la dépression du pariétal située immédiatement au-dessous et en arrière du post-frontal, d'une part, et, d'autre part, sur le bord supérieur moyen du ptérygoïde. Il recouvre partiellement l'insertion fixe du muscle postérieur, le *sphéno-ptérygoïdien* de Dugès (syn. *pterygo-sphenoidalis posterior* de Hoffmann). Ce muscle prend son insertion supérieure fixe sur le basi-sphénoïde, immédiatement au-dessous de ses colonnettes saillantes, et obliquement par rapport à la ligne médiane; son insertion mobile occupe tout le tiers postérieur du bord supérieur du ptérygoïde. On voit aisément, ce que montre d'ailleurs l'excitation directe des deux muscles, que lorsqu'ils se contractent soit ensemble, soit séparément, l'arc ecto-ptérygo-palatin tout entier est porté en avant, tandis que sa partie transverse, s'arc-boutant sur le bord inférieur et postérieur du maxillaire, protracte également celui-ci.

Chez le Python, le sphéno-ptérygoïdien est, par son volume et l'obliquité de ses fibres, le plus important des muscles protracteurs du palais; mais le mouvement de protraction est limité par la longueur des maxillaires et leur réunion en avant par l'os incisif, pièces qui constituent par leur ensemble un fer à cheval osseux et rigide.

Nous verrons qu'il n'en est plus de même chez les Serpents où les maxillaires deviennent indépendants par le fait de leur raccourcissement.

4° *Muscles rétracteurs du palais* (fig. 51, 52, 53, Pl. I).

Ils agissent les uns sur l'arc palatin, les autres sur le ptérygoïde et le maxillaire. L'un d'entre eux croise directement la

Smithsonian Institution, JUN 11 1914

direction des protracteurs : c'est le *muscle sphéno-palatin* de Dugès (syn. *pariéto-palatin*, *présphéno-palatin* de Owen, *pterygo-sphenoidalis anterior* de Hoffmann). Il s'insère sur la colonnette du basi-sphénoïde, d'où ses fibres se dirigent obliquement en avant, en bas et en dehors vers la région postérieure du palatin, au niveau de son prolongement interne d'articulation avec le ptérygoïde. Chez d'autres Serpents (*Acanthophis*, *Vipera*), l'insertion fixe de ce muscle est reportée plus haut sur la face latérale du pariétal, ce qui justifie l'appellation de pariéto-palatin.

A l'extrémité opposée de l'arc ptérygo-palatin, le *muscle ptérygoïdien interne* de Duvernoy (syn. *articulo-ptérygoïdien* de Dugès, *pterygo-mandibularis* de Hager) s'applique obliquement de bas en haut et d'arrière en avant sur la portion externe de la lame du ptérygoïde, jusqu'à l'endroit où s'articule l'ecto-ptérygoïde. En arrière, il prend insertion sur la face interne de l'apophyse articulaire postérieure de la mandibule. Sur la face externe et inférieure de cette même apophyse prend insertion le *muscle ptérygoïdien externe* de Duvernoy (syn. *maxillo-ptérygoïdien* de Dugès, *transverso-maxillo-pterygo-mandibularis* de Hoffmann). Il forme au-dessous de l'articulation une masse globuleuse, bien visible sur les figures représentant la face palatine de la tête, et masquée sur la face latérale par les muscles vertébro et cervico-mandibulaires. Après avoir contourné le bord inférieur de l'articulation mandibulaire, ce muscle passe en dedans, où il vient s'appliquer sur la face externe de l'os ptérygoïdien, contre le muscle ptérygoïdien interne en dedans, et les temporaux postérieur et moyen en dehors. Il masque complètement la face externe de l'os ptérygoïde, du muscle ptérygoïdien interne, et partiellement les insertions des muscles pariéto et sphéno-palatins.

En avant, il se termine en un éventail tendineux qui s'insère sur le bord externe de l'ecto-ptérygoïde, jusqu'au voisinage de l'articulation de celui-ci avec le maxillaire (fig. 53, *pc*).

On voit par là que si l'articulation quadrato-mandibulaire se trouve immobilisée par la contraction du muscle cervico-angulaire, l'apophyse articulaire, sur laquelle s'insèrent les deux ptérygoïdiens, devient l'insertion fixe de ces muscles, et que

leur contraction, isolée ou simultanée, aura pour effet de tirer en arrière et en dehors l'arc entier ecto-ptérygo-palatin, ainsi que le maxillaire. Si, au contraire, l'articulation est rendue mobile par le relâchement du muscle cervico-angulaire, et si d'autre part l'arc palato-ptérygoïdien est immobilisé par l'implantation de ses dents dans la proie, par exemple, cet arc et sa branche transverse deviennent les insertions fixes des ptérygoïdiens dont la contraction aura pour effet d'attirer en avant, à la rencontre de cette proie, l'articulation mandibulaire et d'en favoriser l'engagement.

Signalons encore, parmi les muscles qui sont bien visibles sur la face palatine de la tête, un petit fuseau musculaire qui s'étend symétriquement en avant, depuis la moitié antérieure du basi-sphénoïde, où il prend son insertion fixe, jusqu'à l'extrémité terminale amincie du vomer vers laquelle il soulève son tendon d'insertion. Ce muscle *sphéno-vomérien* de Dugès, auquel Duméril père attribuait à tort, comme au ptérygoïdien externe, une action sur la rétraction du crochet chez la Vipère, est plus simplement un tenseur et un abaisseur du museau ; mais cette action même est très peu étendue. L'existence de ce muscle est assez constante ; on le trouve développé chez tous les Serpents où la région antérieure du crâne conserve la longueur des formes types ; mais chez ceux où cette portion se raccourcit et ne peut plus avoir grande mobilité comme chez les Viperidæ, le corps musculaire se réduit jusqu'à n'être plus représenté que par un mince faisceau conservant les insertions normales, mais qui devient plus tendineux que musculaire.

5° *Muscles protracteurs de la tête* (fig. 59, Pl. III).

La tête se trouve en outre reliée directement au cou par des muscles puissants qui s'insèrent à l'arrière des os postérieurs du crâne d'une part, aux vertèbres, à leurs apophyses, et aux côtes, d'autre part. Sur la face dorsale et dans la région médiane se trouve une masse musculaire disposée en triangle allongé et qui remplit en avant l'espace triangulaire que laissent entre eux les digastriques. Elle est formée de part et d'autre de la ligne médiane par deux muscles séparés l'un de l'autre par une forte aponévrose ; leur corps musculaire est lui-même mas-

qué par une aponévrose qui donne en avant les deux tendons d'insertion des muscles. L'insertion de ces tendons se fait sur la crête commune au sus-occipital et à l'exoccipital.

Le faisceau musculaire interne prend le nom de *long dorsal*; ses fibres obliques, dirigées d'avant en arrière et de bas en haut, prennent naissance à la base des apophyses épineuses des vertèbres cervicales ; les fibres d'origine s'unissent entre elles de manière à former une lame aponévrotique continue qui le sépare du groupe spinal et en même temps donne leurs insertions d'origine aux fibres du *demi-spinal* situé en dehors.

Le long dorsal émet encore, à partir de la région postérieure du cou, un lit externe de tendons qui donne insertion au *muscle sacro-lombaire*.

Ce muscle forme de part et d'autre du cou une masse allongée qui se termine antérieurement en un fin tendon, qui s'insère sur le tubercule postérieur commun à l'exoccipital et au basi-occipital.

Sur sa face antérieure, le crâne est réuni au cou par le *muscle droit antérieur* (*Rectus capitis anticus major*, de Hoffmann).

Il a pour origine une expansion antérieure du muscle dépresseur des côtes, et correspond comme longueur aux onze premières vertèbres ; il est plus court que les précédents. Au voisinage de la tête, le muscle se divise en deux lits. Le lit inférieur principal est formé de fibres qui se dirigent vers l'intérieur en avant, pour former une colonne qui s'insère à la saillie médiane du basi-occipital. Le lit supérieur continue d'avoir ses faisceaux insérés aux côtes jusqu'à la quatrième vertèbre, où ils se fusionnent en une colonnette tendineuse qui se dirige en avant, en haut et en dehors pour s'insérer au tubercule inférieur et postérieur de l'exoccipital, immédiatement au-dessous du squamosal.

Ces muscles conservent les mêmes caractères dans tous les groupes de Serpents; nous n'aurons pas y revenir.

VI. — Modifications de la musculature de la tête.

1° *Chez les Typhlopidæ.*

Chez les Serpents qui diffèrent le plus des Boïdæ par la con-

formation de leur crâne, comme les Glauconidæ et les Typhlopidæ, on retrouve néanmoins les mêmes muscles céphaliques que chez le Python; mais les dimensions et les rapports en sont modifiés corrélativement à l'absence de certains os et à l'orientation variable de quelques autres.

C'est ainsi que chez le *Typhlops punctatus* (fig. 60, 61), l'une des plus grandes espèces de la famille, caractérisée au point de vue du crâne par l'absence de squamosal et la disposition du quadratum dans le prolongement de la mandibule, l'orientation du muscle temporal postérieur par rapport à l'axe de la tête est changée : tout en gardant ses insertions normales, il forme une masse volumineuse couchée sur l'arc quadrato-mandibulaire. Il en est de même pour le muscle digastrique, qui s'étend en large nappe oblique de haut en bas et d'avant en arrière, reliant l'apophyse articulaire de la mandibule à la face postérieure du quadratum, devenue inférieure, aux deux tiers postérieurs de la région médiane du pariétal.

En l'absence du post-orbital et de l'ecto-ptérygoïde, l'insertion du temporal antérieur et du ptérygoïdien externe est reportée sur l'os le plus voisin, le préfrontal. La faible ouverture buccale ne nécessite pas des élévateurs très puissants; et, de fait, le temporal antérieur et le temporal moyen forment une masse globuleuse qui remplit toute la dépression temporale, et dont l'insertion postérieure est masquée tout entière par le digastrique. Leurs fibres, dirigées d'arrière en avant, ne prennent insertion inférieurement que sur l'aponévrose commissurale, elle-même rattachée au préfrontal. D'ailleurs l'insertion inférieure normale de ces muscles est totalement occupée par le temporal postérieur très globuleux, débordant sur ses deux faces la mandibule. Il résulte de toutes ces modifications un aspect qui semble atypique à première vue, mais qui est de compréhension très claire quand on connaît les rapports des muscles, et que l'on compare à la tête osseuse la tête recouverte de ses muscles.

2° *Chez les familles de Serpents non venimeux rattachées à celles des Boïdæ (Ilysiidæ, Xenopeltidæ, Amblycephalidæ).*

A partir des Boïdæ, on retrouve une similitude presque

complète pour la musculature de la tête. C'est ainsi que chez un Ilysiidæ d'Asie, le *Cylindrophis rufa*, tous les muscles temporaux, y compris le pariéto-mandibulaire profond, sont très massifs, et ne sauraient se distinguer de ceux du Python que

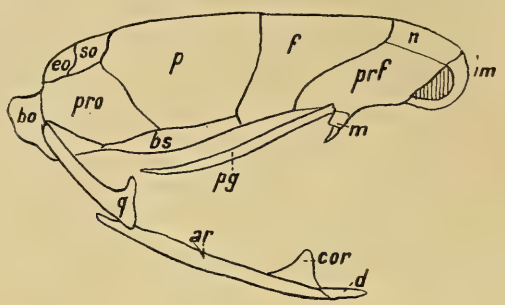


Fig. 61. — Tête osseuse de *Typhlops punctatus* : *m*, maxillaire ; *pg*, ptérygoïdien ; *q*, quadratum ; *ar*, *cor*, *d*, différentes parties de la mandibule, formant un arc prolongeant le quadratum.

par l'inclinaison du muscle temporal postérieur, corrélative de la brièveté du quadratum.

Les os du palais, qui ne laissent entre eux et le crâne que de petits intervalles, sont de ce fait réunis à ce dernier par des

---

LÉGENDE POUR LES FIGURES REPRÉSENTANT LES MUSCLES, LES GLANDES ET LES LIGAMENTS GLANDULAIRES DE LA TÊTE DES SERPENTS.

Muscles.

ta, temporal antérieur, compresseur courbe de la glande venimeuse.
tm, temporal moyen.
tp, temporal postérieur.
tam, pariéto-mandibulaire profond.
d, digastrique.
cs, cervico-squamosal.
ca, cervico-angulaire.
vm, neuro-mandibulaire.
cm, costo-mandibulaire.
mh, mylo-hyoïdien.
ima, intermandibulaire antérieur.
imp, intermandibulaire postérieur.
pe, ptérygoïdien externe.
pi, ptérygoïdien interne.
sv, sphéno-vomérien.
p, post-orbito-ptérygoïdien.
sp, sphéno-ptérygoïdien.
so, sous-occipito-articulaire.
p', sphéno-palatin.
ld, long dorsal.
dm, demi-spinal.
sa, sacro-lombaire.
da, droit antérieur.

Glandes.

l, gl. de Harder.
ls, gl. labiales supérieures.
li gl. labiales inférieures.
gv, gl. venimeuses.
gl, gl. sous-linguales.

Ligaments.

pfm, lig. préfronto-maxillaire.
am, lig. mandibulo-maxillaire.
lsa, lig. post-orbital.
lp, lig. postérieur.
la, lig. antérieur ou de Soubeiran.
lsp, lig. supérieur.
lt, lig. ptérygoïdien.

muscles très courts, ce qui limite, comme chez le Python, l'étendue de leurs déplacements. La musculature du *Xenopeltis unicolor* (fig. 62, pl. III), où le crâne est dépourvu de préfrontal, ne diffère de celle du Python que par la bifurcation de l'insertion supérieure du muscle temporal antérieur : la branche pariétale de la fourche s'avance très loin en avant jusqu'au-dessus du globe oculaire ; la branche inférieure s'écarte de la première au niveau de la commissure pour prendre, comme chez le Typhlops, insertion plus avancée sur le préfrontal, au niveau de son articulation avec le maxillaire.

L'insertion inférieure des deux portions réunies du temporal antérieur est tendineuse dans la région postérieure, au-dessous de la commissure ; elle est complètement musculaire dans la moitié antérieure.

La disposition précédente est plus accentuée encore chez l'*Amblycephalus mœllendorffii* (fig. 63, pl. III) ; la branche postérieure de la fourche du temporal conserve ses insertions normales en haut sur le pariétal et le post-frontal, en recouvrent partiellement par son bord antérieur une volumineuse glande de Harder ; en bas sur le bord inférieur externe et moyen de l'articulaire.

Il n'est charnu que jusqu'au niveau de la commissure ; mais les deux insertions extrêmes du faisceau antérieur s'éloignent davantage encore de celle-ci, s'insérant en avant et en haut sur tout le pont fibreux du bord externe du plancher de l'orbite et jusque sur le bord labial interne correspondant ; en avant et en bas jusque vers l'extrémité antérieure du dentaire. Cette disposition réalise presque un orbiculaire des lèvres.

3° *Chez les familles de Serpents venimeux* (*Colubridæ*, *Viperidæ*).

a. *Colubridæ Aglyphes et Opisthoglyphes.* — La présence d'une glande venimeuse, prolongeant dans la région temporale le cordon des glandes labiales supérieures, ne retentit guère sur la musculature de la tête.

Cette glande, d'ordinaire peu épaisse, dépourvue de membrane propre, est fixée par sa face interne sur le ligament mandibulo-maxillaire, et ne contracte que des rapports très lâches avec le muscle temporal antérieur, situé en dedans. Parfois le muscle recouvre partiellement le bord postérieur de la glande ; mais il

ne peut nullement lui servir de compresseur, et conserve strictement sa fonction primitive d'élévateur de la mandibule. Aussi retrouvons-nous chez les Serpents : *Zamenis*, *Tropidonotus*, *Coronella*, *Cœlopeltis*, *Dryophis*, *Langaha*... les mêmes muscles, affectant les mêmes rapports que chez le Python. Toutefois un premier degré d'indépendance est assuré (fig. 64, pl. III) aux maxillaires par un amincissement qui les rend plus mobiles sur leur articulation prémaxillaire.

Les os de la tête se sont d'ailleurs, dans la plupart des genres, considérablement allégés, ce qui leur permet une mobilité relative que l'on ne trouve ni chez les Boïdæ, ni chez aucune des familles précédentes.

L'allongement manifeste du quadratum augmente encore cette mobilité et entraîne l'agrandissement de la bouche suivant ses trois dimensions. Mais l'écartement latéral de son extrémité inférieure et de l'extrémité postérieure du ptérygoïdien, dont l'exagération entraînerait la dislocation de l'articulation quadrato-squamosale, se trouve modéré comme on le sait, non seulement par le retractor oris, mais en outre par un muscle nouveau décrit par Ant. Dugès chez le Tropidonotus natrix, sous le nom de *sous-occipito-angulaire* (syn. sous-occipito-articulaire) (fig. 58, pl. II, *s*). Ce muscle réunit en effet les deux articulations quadrato-mandibulaires, en passant en sautoir sur la base du crâne, recouvrant partiellement les insertions du grand droit et du sacro-lombaire. En réalité ce muscle, qui semble unique, prend chez la Couleuvre même, insertion vers son milieu sur la région médiane commune au basi-occipital et au basi-sphénoïde. Dans la plupart des genres, les insertions médianes sont écartées l'une de l'autre, comme celles des sphéno-ptérygoïdiens, ce qui, de l'ensemble, fait deux muscles symétriques prenant leur point fixe sur le crâne, tandis que l'insertion mobile se trouve sur la face interne de l'apophyse articulaire postérieure de la mandibule (fig. 58).

Sa présence semble corrélative de l'allongement du quadratum dont il concourt avec le cervico-angulaire à immobiliser l'extrémité inférieure ; car on ne le rencontre pas chez les Colubridæ dont le quadratum a conservé la brièveté qu'il affecte chez les Boïdæ.

b. *Colubridæ. Protéroglyphes.* — Si la glande venimeuse nue et mince des Aglyphes et des Opisthoglyphes n'a aucune influence sur la musculature de la tête de ces Serpents, il n'en est plus de même chez les Protéroglyphes, et spécialement chez le Naja bungarus (fig. 66, pl. IV). Cette glande, bien plus volumineuse, pourvue d'une membrane propre et d'un canal excréteur allongé, s'étendant jusqu'à l'extrémité antérieure du maxillaire, glande complètement indépendante des glandes labiales, et dont l'acinus sert en même temps de réservoir au venin, refoule en s'en coiffant partiellement la masse du temporal antérieur, de telle sorte que la portion bombée de la face externe de la glande est seule visible à l'extérieur.

Le temporal antérieur, ainsi refoulé, masque presque complètement le temporal moyen, qui devient plus profond, et ne conserve de superficiel que ses attaches supérieures sur la crête pariétale. De plus, le temporal antérieur contracte des rapports plus étroits avec la glande : celle-ci, dont la membrane fibreuse, épaisse, est comme un épanouissement local du ligament mandibulo-maxillaire, se trouve en outre fortement réunie en haut à la masse musculaire temporale par une aponévrose rayonnante qui, partant de la face latérale supérieure de la membrane de l'acinus, s'étale sur la face externe du muscle.

En avant et au-dessous une lame aponévrotique robuste, venant du ptérygoïdien externe, qui sert de lit à la glande, s'élève sur le bord externe de son col et va s'insérer à l'extrémité inférieure du post-frontal.

L'appareil de contention de la glande est souvent complété latéralement, comme chez le *Platurus fascialus* (fig. 65, pl. IV), par des fibres aponévrotiques, qui prolongent le retractor oris et forment une sorte de voile temporal superficiel, se reliant d'une part à la membrane glandulaire, d'autre part à la peau de la lèvre supérieure ; simultanément, l'intérieur du muscle temporal antérieur se subdivise en faisceaux dont les points d'attache varient ainsi que la direction des fibres.

Chez le *Platurus fasciatus*, chez le *Naja bungarus* et presque tous les Protéroglyphes Hydrophiinæ ou Elapinæ, le muscle temporal antérieur est formé de trois faisceaux distincts :

1° *Un faisceau antérieur*, ou *post-fronto-glandulaire*, dont les

fibres, dirigées d'avant en arrière, prennent leur insertion fixe sur le post-frontal et vont se terminer sur la face interne de la capsule glandulaire, vers le milieu de celle-ci. La contraction isolée de ce faisceau aurait uniquement pour effet d'attirer le sac glandulaire en avant. Mais dans la contraction de tout le temporal, il agit en outre comme compresseur de ce sac.

2° *Un faisceau supérieur*, ou *pariéto-glandulaire*, très volumineux, qui recouvre non seulement le temporal moyen, mais encore le bord antérieur du temporal postérieur. Il forme une masse arrondie, dont les fibres descendent des deux tiers antérieurs de la crête du pariétal, en convergeant tant sur la face supérieure de la glande que vers l'extrémité postérieure inférieure et interne de celle-ci, extrémité qu'elles entourent ; il se termine sur la membrane fibreuse de l'acinus par un tendon qui passe sous le tendon postérieur de la glande.

Latéralement, c'est la portion du temporal reliée à la membrane de la glande par un éventail aponévrotique.

Ce faisceau, en se contractant, presse de bas en haut et d'arrière en avant sur le fond même de l'acinus, et sert de compresseur à la glande, jouant ainsi, avec le faisceau antérieur, un rôle prépondérant dans l'expulsion du venin pendant la morsure.

3° *Un faisceau inférieur*, ou *glandulo-mandibulaire*, prend son insertion fixe supérieure, par une portion tendineuse, sur le bord postérieur et interne de la capsule de la glande ; au-dessous de la commissure seulement sa moitié antérieure devient charnue, tandis que la moitié postérieure reste aponévrotique. L'ensemble de ces deux portions s'insère en éventail sur le bord externe et inférieur de l'angulaire, recouvrant les deux tiers antérieurs de celui-ci et la plus grande partie de l'insertion du temporal postérieur.

La fonction exclusive d'élévateur de la mandibule, remplie par ce dernier faisceau, n'est complète que si la glande est maintenue en position fixe par la contraction du faisceau supérieur. Cette glande agit donc mécaniquement comme une sorte de relai placé sur la route formée par le temporal antérieur simple des Aglyphes et des Opisthoglyphes.

Outre ces modifications du temporal antérieur, qui acquiert ainsi un rôle indiscutable dans l'expulsion du venin pendant la

morsure, et qui entraîne une réduction de volume du temporal moyen, on note encore, à partir des Protéroglyphes, quelques modifications moins importantes qui se retrouveront à un degré de perfection plus grande chez les Viperidæ, et qui se rapportent tant au raccourcissement du maxillaire qu'à son indépendance plus marquée vis-à-vis des autres os du crâne.

Ces modifications portent sur le muscle ptérygoïdien externe, dont le corps s'épaissit et s'allonge progressivement au fur et à mesure que le maxillaire se raccourcit, et sur le muscle pariéto-palatin, qui envoie en avant et en dehors, un prolongement tendineux, ou musculaire dans les grosses espèces, à la face interne de l'extrémité postérieure du maxillaire, servant ainsi pendant sa contraction de rétracteur à cet os et aux crochets qu'il porte. L'insertion, exclusivement maxillaire chez le Naja, le Dendraspis et d'autres, se fait par l'intermédiaire de la gaine des crochets chez les espèces où le maxillaire est notablement plus raccourci.

Cette disposition n'est pas, comme le pense Mc Kay, caractéristique des Elapidæ; nous l'avons retrouvée plus marquée encore chez les Viperidæ : le faisceau de prolongation du pariéto-palatin est simplement fibreux dans les petites espèces comme *Vipera aspis*; il est nettement musculaire dans les grosses, comme *Bitis gabonica*. Mais en raison du raccourcissement extrême du maxillaire, c'est la gaine des crochets qui lui donne toujours insertion, et qui sert à transmettre la traction sur le maxillaire dans le sens antéro-postérieur (fig. 69 et 70, pl. V).

Il est, parmi les Protéroglyphes Elapidæ, un type africain, représenté par le genre *Dendraspis*, qui est fort instructif au point de vue de son appareil inoculateur, presque aussi parfait que celui des Viperidæ (fig. 67 et 68, pl. IV).

Le maxillaire, bien qu'il ait à peu près la longueur qu'il présente chez les autres Elapidæ et qu'il ne porte que les crochets venimeux, peut exécuter un mouvement de bascule autour de son articulation préfrontale comme axe, mouvement qui a pour effet de projeter en avant le crochet inoculateur, comme il est de règle chez tous les Viperidæ. Ce mouvement est déterminé, comme chez tous les Serpents, par la protraction de l'ectoptérygoïde, qui, dans ce cas particulier, abaissant l'extrémité posté-

rieure du maxillaire, en élève l'extrémité antérieure en la faisant basculer sur le préfontal. La rétraction du maxillaire, due au pariéto-palatin et au ptérygoïdien, est en outre aidée, comme nous le verrons, par le faisceau antérieur du muscle temporal antérieur.

Comme chez les Viperidæ, cette rétraction du maxillaire est limitée par l'existence d'un ligament préfronto-maxillaire ; et les crochets, d'ordinaire assez courts, obtus, et sillonnés des Protéroglyphes, se montrent, chez le Dendraspis, aussi allongés et acérés que chez les Viperidæ. Ils sont également canaliculés, car on n'aperçoit plus de trace de la suture des bords du sillon qu'après avoir partiellement décalcifié la dent. De plus, le muscle ptérygoïdien externe, tout en conservant son insertion principale antérieure sur l'ectoptérygoïde, envoie un faisceau tendineux sur le bord externe du maxillaire et des fibres sur la gaine du crochet, disposition considérée jusqu'à présent comme spéciale aux Viperidæ.

L'enveloppement de la glande venimeuse par le muscle temporal antérieur est encore plus accusé que chez les autres Protéroglyphes : le faisceau antérieur de ce muscle conserve des rapports avec la glande ; mais, en avant, il perd son insertion sur le post-orbital, très raccourci, pour la reporter, en contournant le bord externe du plancher orbitaire, sur l'apophyse postérieure et supérieure du maxillaire.

On voit que, dans la contraction de ce faisceau du temporal, l'effet est double : d'une part, le sac glandulaire est attiré en avant ; d'autre part, le maxillaire est rétracté avec les crochets qu'il porte. Ce n'est là toutefois qu'un rôle accessoire, assuré principalement par les muscles rétracteurs proprement dits.

Le *faisceau pariéto-glandulaire* se divise en deux portions ; l'une, superficielle, descend directement de la crête pariétale et du post-orbital sur le faisceau précédent dont il masque l'insertion glandulaire, et sur la face supérieure de la glande, avec l'aponévrose rayonnante qui converge sur la face externe de cette dernière ; mais la portion profonde et postérieure naît plus bas que le faisceau superficiel, sur la face latérale du pariétal. Les fibres se dirigent de là en dehors, en arrière et en bas, contournant et enveloppant le fond de l'acinus glandulaire,

comme chez le *Naja* et le *Platurus*, pour s'insérer pareillement sur la membrane de la glande, au niveau du léger étranglement de son extrémité postérieure. Enfin le faisceau *mandibulo-glandulaire* conserve les mêmes rapports que nous avons trouvés chez le Naja.

Le temporal moyen est aussi très réduit, représenté seulement par une mince lanière qui descend de l'extrémité postérieure de la crête pariétale, passe sur le squamosal, puis entre les deux racines du trijumeau, et va s'insérer sur le bord supérieur moyen de l'articulaire. Il conserve nettement dans tous les groupes ses insertions caractéristiques ; mais sa réduction, tant chez le *Dendraspis* que chez la plupart des Viperidæ, est telle que des auteurs l'ont considéré comme absent ou tout au moins comme fusionné avec le temporal antérieur.

Chez le *Dendraspis*, le muscle post-orbito-ptérygoïdien et le sphéno-ptérygoïdien s'insèrent à la suite l'un de l'autre sur le basi-sphénoïde, formant ainsi entre le crâne et l'arc ptérygoïdien un rideau musculaire continu, élévateur et protracteur du palais (fig. 68, pl. IV).

Le genre Dendraspis est, parmi les Protéroglyphes, un des plus perfectionnés au point de vue de l'appareil inoculateur ; nous verrons plus loin que l'enveloppement musculaire de la glande peut être, dans un autre genre de Protéroglyphes, aussi parfait que chez les plus différenciés des Viperidæ.

c. *Viperidæ*. — Les différences que nous constaterons entre la majorité d'entre eux et les Dendraspis, au point de vue de l'appareil inoculateur peuvent être aisément saisies en prenant comme type la Vipère aspic (fig. 71, pl. V). Elles ne portent que sur des détails et ont trait au raccourcissement plus prononcé du maxillaire, à sa verticalité, à sa mobilité plus grande sur son articulation préfrontale d'une part ; à l'acuité, à la longueur du crochet, à la fermeture constante de son canal venimeux ; à l'écrasement des os nasaux et préfrontaux qui corrige le raccourcissement maxillaire et permet ainsi la projection hors de la bouche de l'arme empoisonnée ; à l'allongement maximun du quadratum, corrélatif de celui du digastrique et des autres muscles tenseurs de l'articulation mandibulaire ; enfin aux dimensions de la glande.

Celle-ci, logée le plus souvent tout entière dans la fosse tem-

porale, est, plus complètement encore que chez la plupart des Protéroglyphes, enserrée par le temporal antérieur qui perd une partie de ses insertions craniennes, lesquelles sont reportées sur la glande elle-même. Le faisceau antérieur de ce muscle, à fibres horizontales, le faisceau postérieur contournant le fond de l'acinus, et la moitié antérieure du faisceau mandibulaire, ne forment plus qu'un arc unique coiffant le fond, le bord supérieur et les faces internes et externes de la glande (fig. 37). On voit par là que la contraction de cette portion du muscle a pour effet de presser le sac glandulaire, comme la main presserait une poire de caoutchouc, et d'en exprimer le venin. Aussi pourrait-on donner le nom de compresseur courbe à cette portion du temporal qui est caractéristique de la plupart des Viperidæ. La moitié antérieure du muscle a persisté avec les caractères qu'elle affecte chez les Boïdæ, les Colubridæ Aglyphes et Opisthoglyphes et la plupart des Serpents; elle forme une lame plane qui s'insère en haut sur le tiers antérieur de la crête pariétale, et descend en une lanière charnue derrière la glande. Contrairement à l'affirmation de Duvernoy, cette lame ne s'insère pas sur la face postérieure de la glande, comme il arrive chez les Protéroglyphes, mais continue vers le bas, et, au niveau de la commissure, devient aponévrotique, passe dans l'anse formée par la portion réfléchie du compresseur courbe, pour aller s'insérer par une expansion rayonnante et translucide sur tout le bord externe, inférieur moyen de la mandibule, en recouvrant partiellement les insertions des temporaux voisins.

Cette portion du temporal antérieur, tout en conservant sa fonction principale d'élever la mandibule, joue néanmoins un certain rôle dans l'évacuation du venin, car elle forme en se contractant un plan rigide et turgescent contre lequel s'appuie la glande pendant la contraction du compresseur courbe. Aussi pourrait-on la désigner sous le nom de compresseur droit de la glande venimeuse, si on n'avait en vue que le mécanisme même de la sortie du venin. Mais en nous plaçant au point de vue strictement anatomique, nous conserverons la désignation fournie par les insertions, et appellerons cette lame portion pariéto-mandibulaire, en réservant le nom de portion glandulo-mandibulaire au faisceau recourbé du temporal antérieur.

Lorsque la glande dépasse la région temporale et s'allonge démesurément en arrière comme chez le *Causus rhombeatus* et le *Doliophis intestinalis*, une portion du temporal antérieur suit cet allongement et sert encore de compresseur.

Chez le *Causus rhombeatus*, ou Vipère du Cap (fig. 38 et 73, pl. V), la glande venimeuse, longue de 7 à 10 centimètres, large dans sa portion acineuse de 5 à 7 millimètres, s'étend sur la portion latérale supérieure du cou, sans contracter d'autres adhérences que celles dues à des tractus conjonctifs, capables de se laisser distendre.

Le muscle temporal antérieur est formé de deux portions : 1° un faisceau rectiligne pariéto-mandibulaire, prenant son insertion supérieure fixe sur le bord postérieur du post-frontal et sur la crête pariétale latérale. Ce faisceau recouvre partiellement la glande de Harder, passe sous le canal excréteur de la glande venimeuse, et s'insère sur la face externe et inférieure du tiers moyen de la mandibule, comme chez la plupart des Serpents.

2° Un faisceau postérieur en rapport étroit avec le sac glandulaire qui est aplati et appliqué sur les muscles du cou, immédiatement au-dessous de la peau. Ce faisceau prend son insertion fixe en haut, sur la crête pariétale, à la suite du faisceau antérieur, le longe jusqu'au niveau de la commissure, puis s'en écarte pour recouvrir presque toute la glande, n'en laissant de visible que la portion antéro-externe. Il se réfléchit sur le fond, et ses fibres, se dirigeant d'arrière en avant, recouvrent le bord inférieur et toute la face interne, rejoignant le bord postérieur du faisceau pariéto-mandibulaire en avant et au-dessous de la commissure. L'ensemble de ce faisceau forme donc un sac musculaire que la glande semble avoir entraîné avec elle dans son développement, car ce sac est aminci vers le fond même de l'acinus. L'insertion fixe de ce faisceau glandulaire est reportée directement sur le crâne, au lieu de se trouver sur l'acinus comme chez les autres Viperidæ.

On voit par là que la contraction du temporal antérieur a pour effet d'attirer en avant le fond du sac glandulaire et d'en expulser le venin.

Cette disposition est encore plus exagérée chez un Protéro-

glyphe Elapidæ de Java, le *Doliophis intestinalis* (fig. 32 et 36). La glande venimeuse, plus ou moins allongée suivant l'âge du sujet, peut, d'après B. Meyer (70), atteindre le quart de la longueur du corps, soit 25 centimètres pour un individu de 99 centimètres de long. Sur un spécimen des collections du Muséum, qui mesurait 39 centimètres, la glande seule avait 13 centimètres de longueur totale; l'acinus cylindrique avait 6 centimètres de long sur $0^{cm},5$ de diamètre. Cet acinus s'amincit et se prolonge en avant par un fin canal cylindrique qui, en arrière de la gaine des crochets, présente un renflement ovoïde comme chez les Viperidæ.

Les rapports du temporal antérieur avec la glande venimeuse sont à peu de chose près les mêmes que chez le Causus, ainsi que j'ai pu l'observer. Le muscle présente un faisceau antérieur, pariéto-mandibulaire, complètement charnu, donnant insertion, au-dessus et au-dessous du canal excréteur de la glande, aux deux extrémités aponévrotiques du faisceau postérieur.

Celui-ci coiffe totalement la glande de ses fibres longitudinales, l'enfermant dans un sac contractile qui est épais sur l'acinus, s'amincissant graduellement pour se réduire, vers l'extrémité du canal excréteur, à deux bandelettes aponévrotiques s'accolant au bord postérieur du faisceau pariéto-mandibulaire.

Cette disposition entraîne les mêmes conséquences mécaniques que pour la glande du Causus rhombeatus; si les fibres musculaires longitudinales se contractent, l'acinus se raccourcit, le fond en est tiré vers l'avant ainsi que son contenu liquide. Mais la glande venimeuse du Doliophis ne se distingue pas rien que par sa longueur plus grande de celle du Causus rhombeatus : elle a sa portion sécrétrice tout entière et la plus grande partie de son canal excréteur logés dans la cavité générale, particularité qui n'a été signalée jusqu'à présent que dans cette espèce.

Le canal excréteur de la glande passe d'abord d'avant en arrière sur les muscles temporaux, sans contracter d'adhérence avec eux, puis disparaît, au niveau de l'articulation mandibulaire, sous les muscles dépresseurs de la mandibule, et pénètre dans la cavité générale par l'espace conjonctif parotidien.

Les deux glandes symétriques se dirigent de là obliquement

vers la région médiane ventrale, où elle s'accolent presque aussitôt sur toute la longueur, et se prolongent jusqu'au niveau du cœur.

L'acinus lui-même est un sac uniloculaire et cylindrique, dont l'épithélium sécréteur se soulève en petites cloisons perpendiculaires délimitant des sortes de logettes en forme d'hexagones aplatis : il existe ainsi trois séries longitudinales de ces dépressions s'engrenant par leurs bords angulaires, mais la plus grande partie de la lumière glandulaire reste parfaitement libre, contrairement à ce que pense B. Meyer (fig. 36), et par là se distingue de la glande à plusieurs loges longitudinales du Causus rhombeatus.

On voit, par tout ce qui précède, que les principales variations de la musculature de la tête se rapportent à celles du muscle temporal antérieur.

Le faisceau rectiligne de ce muscle conserve les mêmes insertions chez tous les Viperidæ et même chez de rares Colubridæ Protéroglyphes ; nous ne l'avons, pour cette raison, représenté que chez Vipera aspis ; mais nous l'avons observé dans les genres *Bitis*, *Lachesis*, *Crotalus*, *Causus*, et même dans le genre *Cerastes*, où Duvernoy consteste jusqu'à son existence. La cause en est sans doute à son extrême minceur et à la transparence qu'il affecte dans beaucoup de types.

Il est à remarquer qu'il présente cependant une disposition identique, quant à ses insertions et au rapport entre ses portions charnue et aponévrotique, avec le temporal antérieur tout entier du Python et de beaucoup de Colubridæ Aglyphes et Opisthoglyphes : *Cœlopeltis*, *Zamenis*... L'hypertrophie de son bord antérieur, qui demeure ou devient charnu, soit entièrement comme chez les *Xenopeltis*, les *Amblycephalus* et les *Causus*, soit au moins dans sa portion sous-commissurale, comme chez les *Tropidonotus*, les *Platurus*, les *Naja*, montre, par la diversité de ces types, que la modification n'est pas liée à l'existence d'une glande venimeuse, mais aux conditions mécaniques de la morsure banale.

Il prend cependant un point fixe de relai sur la face postérieure de la glande chez le Naja.

Il n'y a de spécialement relié à l'accroissement progressif de

cette glande, et plus encore à son indépendance des glandes labiales supérieures, que les dispositions présentées par le faisceau postérieur, unique ou subdivisé, du temporal antérieur. Ces dispositions aboutissent, à partir des Protéroglyphes, à assurer la compression de l'acinus glandulaire par une enveloppe contractile plus ou moins complète agissant sur la moitié profonde de l'acinus dans la plupart des types, et exceptionnellement sur toute la glande, comme chez le Causus rhombeatus et le Doliophis intestinalis.

La différenciation de ce faisceau postérieur du temporal antérieur en un muscle compresseur courbe de la glande s'explique aisément quand on en suit, comme nous venons de le faire, les diverses modifications à partir des Serpents non venimeux.

L'indépendance plus ou moins complète du muscle compresseur courbe de la glande est le principal caractère myologique qui distingue les Protéroglyphes des Vipéridés; mais ce n'est qu'un caractère de fréquence, puisque chez le Doliophis intestinalis et le Causus rhombeatus, représentants respectifs des familles précédentes, le faisceau postérieur compresseur courbe conserve les mêmes rapports généraux avec le faisceau rectiligne antérieur.

Au point de vue de la contention de la glande dans la fosse temporale, le temporal antérieur l'assure moins bien chez les Viperidæ que chez les Protéroglyphes; car, chez les premiers, le faisceau antérieur ne contracte avec la face interne de la glande aucune adhérence ; mais la contention est néanmoins assurée vers le haut par le *ligament supérieur*, très robuste, qui part du bord interne et supérieur de la glande et qui prend son insertion fixe en arrière et en haut sur le tissu fibreux de l'articulation quadrato-squamosale.

En bas et en arrière, le *ligament postérieur* rattache l'extrémité du sac glandulaire à l'articulation quadrato-mandibulaire, comme chezles Protéroglyphes. Comme chez ces derniers aussi, le muscle ptérygoïdien externe, sur lequel repose la glande, envoie une bandelette aponévrotique qui enserre le col de la glande obliquement d'arrière en avant, et se fixe en haut à l'extrémité amincie du post-frontal; tandis que, en avant, la

capsule glandulaire émet un autre ligament décrit par Soubeiran, le *ligament antérieur* ou de Soubeiran, qui suit le bord supérieur du canal excréteur, se relève pour prendre un point d'appui sur l'extrémité du post-frontal, avant de continuer son trajet rectiligne jusque sur la face antéro-externe du maxillaire, où il s'insère. Enfin la glande n'est maintenue que par des tractus conjonctifs et son enveloppe musculaire quand elle s'allonge démesurément, comme chez le Causus rhombeatus et le Doliophis intestinalis.

Notons enfin que le muscle ptérygoïdien externe présente chez les Viperidæ un maximum d'allongement corrélatif du raccourcissement extrême du maxillaire et de son orientation verticale; de plus, ce qui était l'exception chez les Protéroglyphes devient ici la règle : l'extrémité de son tendon terminal se divise en deux portions : la principale prolonge en avant son insertion ecto-ptérygoïdienne pour aller se fixer sur la face latérale externe et inférieure du maxillaire, tandis que le faisceau secondaire s'étale sur la portion externe et inférieure de la gaine du crochet venimeux, comme chez le Dendraspis. Il en résulte que la gaine des crochets, dont le développement leur est proportionnel, se trouve être tendue sur ses deux faces latérales pendant la protraction du crochet, extérieurement, comme nous venons de le voir, par les fibres du tendon ptérygoïdien, et intérieurement par le faisceau tendineux et souvent musculaire du pariéto-palatin.

Muscles de la tête des Serpents.

1° Élevateurs de la mandibule :

Parietali-quadrato-mandibularis de Hoffmann.

M. temporal antérieur de Duvernoy (syn. masséter de Owen, Teutleben).
M. temporal moyen de Duvernoy (syn. : temporalis de Owen, Teutleben).
M. temporal postérieur de Duvernoy, Owen, Teutleben.
M. pariéto-mandibulaire profond de d'Alton, et Hoffmann.

2° Dépresseurs de la mandibule.

Principaux.

M. digastrique de Duvernoy (syn. post-tympano-articulaire de Dugès; tympano-mandibulaire de Owen; occipito-quadrato-mandibulaire de Hoffmann.
M. neuro-mandibulaire ou vertébro-mandibulaire de Duvernoy, Owen (syn. cervico-maxillaire de Dugès).

M. costo-mandibulaire de Duvernoy (syn. costo-maxillaire de Dugès).
M. mylo-hyoïdien de d'Alton et Hoffmann (provenant de la réunion des deux précédents).
M. intermandibulaires de Owen (syn. adducteurs des mandibules de Dugès, Duvernoy; intermaxillaires de Hoffmann).
M. cervico-squamosal (syn. cervico-mastoïdien) inconstant ; tenseur de la peau latérale du cou.
M. cervico-angulaire de Duvernoy (syn. cervico-tympanique de Dugès; cervico-mandibulaire de Cuvier ; retractor ossis quadrati de d'Alton et de Hoffmann).
M. sous-occipito-articulaire de Dugès, Duvernoy (syn. sous-occipito-angulaire ; sous-occipito-quadrato-mandibulaire de Hager. Ces deux derniers muscles agissant comme tenseurs de l'articulation quadrato-mandibulaire).

3° Protracteurs de palais (et du crochet venimeux chez les Viperidæ).

M. post-orbito-ptérygoïdien de Dugès (syn. post-orbito-palatin de Duvernoy; pterygo-parietalis de Hoffmann, Mc Kay, Hager).
M. sphéno-ptérygoïdien de Dugès, Duvernoy (syn. pterygo-sphenoidalis-posterior de Hoffmann, Mc Kay, Hager).

4° Rétracteurs du palais (et du crochet venimeux chez les Viperidæ).

M. sphéno-palatin de Dugès, Duvernoy (syn. pariéto-palatin, présphéno-palatin de Owen ; pterygo-sphenoidalis anterior de Hoffmann, Mc Kay, Hager).
M. ptérygoïdien externe de Duvernoy, Owen, Teutleben (syn. maxillo-ptérygoidien de Dugès; transverso-maxillo-pterygo-mandibularis de Hoffmann).
M. ptérygoïdien interne de Duvernoy, Owen (syn. articulo-ptérygoïdien de Dugès, pterygo-mandibularis de Hager).
M. sphéno-vomérien de Dugès (surtout tenseur du museau).

5° Protracteurs de la tête.

M. long dorsal, de d'Alton et Hoffmann.
M. demi-spinal, de d'Alton et Hoffmann.
M. sacro-lombaire, de d'Alton et Hoffmann.
M. droit antérieur (syn. rectus capitis anticus major de Hoffmann).

VI. — Mécanisme de la préhension de la proie, de son insalivation, de l'inoculation du venin et de la déglutition chez les Serpents.

Les Serpents se nourrissent, pour la plupart, d'animaux vivants, Mammifères, Oiseaux, Reptiles, Batraciens, Poissons, qu'il faut capturer, ce qui entraîne une gymnastique un peu variable avec l'agilité et le volume de cette proie.

Quelques Serpents de petite taille se contentent de proies menues : Insectes et leurs larves, Mollusques, Crustacés, Vers,

qu'ils avalent d'une seule pièce, sans leur donner d'autre préparation que de la réduire à un volume convenable. Il en est enfin d'autres, plus rares, qui sont oophages, comme le célèbre *Dasypeltis scabra*, dont les vertèbres cervicales possèdent sur leur face antérieure des apophyses saillantes qui sont capables de briser la coquille, lorsque l'œuf est engagé dans l'œsophage.

Comme les Serpents n'ont pas de membres, ils sont obligés de saisir leur proie en la mordant; mais leurs dents fines et acérées, à pointe recourbée en arrière, ne peuvent que la retenir ; d'autre part cette proie est souvent trop volumineuse pour franchir le pharynx; il faut donc qu'elle soit rendue allongeable et, dans tous les cas que la bouche se dilate considérablement, en même temps que le palais mobile puisse en assurer l'engagement.

Ces différents actes sont intimement reliés les uns aux autres et s'exécutent, les uns simultanément, les autres successivement. Pour en rendre l'analyse plus commode et les modifications plus sensibles, nous les subdiviserons comme il suit :

1° *Préhension de la proie, morsure ;*

2° *Engagement et progression de la proie dans la bouche;*

3° *Déglutition et progression dans le tube digestif;*

4° *Insalivation et inoculation du venin.*

Le mécanisme essentiel de ces différents actes, la morsure, n'étant point spécial au Serpents venimeux, nous en dégagerons le type classique représenté par les Boidæ et les familles qui en sont voisines, et suivrons les modifications de ce type chez les Colubridæ et les Viperidæ.

Chez tous les Serpents la capture de la proie est précédée d'un certain nombre de gestes qui permettent de distinguer chez les animaux s'ils sont ou non en appétit.

Celui-ci se manifeste par l'attention que prennent les sujets à ce qui se passe autour d'eux et principalement aux corps qui remuent. On voit les sujets captifs déambuler et explorer leur cage, faire vibrer la langue qui palpe tous les objets qu'elle rencontre, fussent-ils des cadavres, pour en saisir les qualités; mais nous n'avons jamais observé chez les Serpents, captifs ou libres, ce phénomène de fascination sur lequel il a été émis des

opinions opposées, les uns l'admettant comme la règle, les autres le niant absolument.

Dans la plupart des cas, les proies vivantes introduites dans la cage des Serpents n'ont pas conscience de ce qui pourra leur arriver : les Grenouilles, chatouillées par la langue des Couleuvres, se déplacent, mais ne crient que lorsqu'elles sont saisies ; les Souris se promènent sur le dos des Vipères, y font leur toilette, broutent même la peau du Serpent, sans s'émouvoir, tout avisées qu'elles sont quand elles ont à se défendre d'une attaque ; les Cobayes ne sont pas plus émus ; il en est de même des Rats qui, de plus, n'hésitent pas à prendre l'offensive ou à profiter d'un engourdissement momentané du Serpent, dû à un abaissement de température, par exemple, pour le saigner, comme nous l'avons observé pour un Python royal mesurant 1m,20 de long, et que nous avions imprudemment laissé pendant la nuit en compagnie d'un jeune rat noir. D'autres observateurs ont rapporté des faits analogues.

Dans la nature les choses peuvent se passer différemment : l'Ophiophage émet un sifflement qui fait accourir les autres Serpents dont il fait sa nourriture ; de petits oiseaux courent d'eux-mêmes se précipiter dans la bouche des Serpents ; le Rachidelus brazili étrangle les Vipères les plus venimeuses ; mais les observateurs qui sont assez libérés de la crainte du Serpent, même inoffensif, pour analyser minutieusement les faits, sont si rares, qu'il est permis de réserver son opinion, d'autant que l'absence de paupière chez les Serpents, qui dorment ainsi les yeux ouverts, a bien pu favoriser la conviction que l'on s'est faite de leur pouvoir fascinateur.

1° *Préhension de la proie ; mécanisme de la morsure.*

a) Boidæ. — Chez les Boïdæ, comme chez tous les Serpents, le premier acte de la préhension de la proie s'effectue par simple morsure, c'est-à-dire par l'ouverture de la bouche suivie de sa fermeture.

La description que nous avons faite des muscles nous permettra de passer assez rapidement sur un mécanisme qui est en soi très simple. Nous avons vu que la dépression de la mandibule, correspondant au premier temps, est due à la contraction

simultanée des muscles *digastrique*, *vertébro et cervico-mandibulaire*. Celle du *cervico-angulaire*, aidée, dans la plupart des espèces, de celle du *sous-occipito-angulaire*, en immobilisant simultanément l'extrémité inférieure du quadratum, permet à la mandibule d'exécuter un mouvement de rotation autour du condyle inférieur de cet os comme centre fixe, de s'éloigner ou de se rapprocher du crâne sous l'action des muscles qui l'y relient.

L'élévation de la mandibule est due à la contraction des muscles *temporaux : antérieur*, *moyen*, *postérieur et profond* (fig. 54).

Dans ces mouvements d'abaissement et d'élévation de la mandibule, celle-ci se comporte comme un levier où la puissance, représentée par les muscles temporaux, est appliquée vers la région moyenne de l'arc ; où la résistance, représentée par les muscles du plancher buccal, est appliquée à l'extrémité antérieure, et où le point fixe correspond à l'extrémité articulaire.

La proie est, la plupart du temps, saisie au hasard de la position qu'elle occupe, sans orientation voulue de la part du Serpent ; elle est simplement happée et retenue par toute l'armature de la double herse maxillo-palatine et mandibulaire, et maintenue ainsi jusqu'à ce que ses mouvements s'éteignent, avant que soit mis en jeu le mécanisme de l'engagement.

Lorsqu'elle est de trop gros calibre, le Serpent, après l'avoir mordue, enroule aussitôt, d'un geste brusque, son cou autour d'elle, formant une sorte de lien musculaire puissant qui se resserre progressivement et fait céder sous son étreinte les parties résistantes du squelette, en même temps que la proie est immobilisée et étouffée. Celle-ci se trouve peu à peu réduite en une masse molle, en une sorte de sac déformable, il est vrai, mais encore trop volumineux et trop inerte pour être introduit dans la bouche. Il faut que celle-ci se dilate et qu'elle s'avance, pour ainsi dire, à la rencontre de cette proie.

2° *Engagement de la proie.*

Cette phase, qui succède à la première, s'effectue par des mécanismes distincts qui se superposent en partie, et où intervien-

nent d'une part les mouvements du palais, d'autre part la dilatation de la bouche.

A. — Mouvements alternatifs de protraction et de rétraction de chaque moitié de la bouche. — Après un temps de pause qui dépend de la façon dont la proie a été saisie et des mouvements de défense qu'elle exécute, on voit une moitié de la bouche se dégager des tissus de la victime, se reporter, en haut et en avant, puis s'implanter sur une région plus avancée de celle-ci. Ce mouvement est rendu possible par l'indépendance des deux moitiés osseuses de la bouche. Il est dû à la contraction simultanée des muscles protracteurs du palais, *pariéto et sphéno-ptérygoïdien* et du *ptérygoïdien interne* qui attire l'angle mandibulaire dans le même mouvement de protraction que les arcs osseux ptérygo-palato-maxillaires.

Une moitié de toute la bouche s'avance donc d'un mouvement d'ensemble sur la victime, puis elle la harponne : par le jeu des rétracteurs palatin et mandibulaire, *pariéto-palatin*, *ptérygoïdien externe* (fig. 53) les dents s'enfoncent effectivement dans la proie.

La seconde moitié de la bouche exécute alors les mêmes mouvements par les mêmes mécanismes, et vient s'implanter à son tour dans la proie déjà fortement retenue.

Après une ou plusieurs séries de ces mouvements alternatifs de protraction suivis de rétraction de chaque moitié de la bouche, on observe une pause d'une durée d'autant plus longue que la proie est plus volumineuse : le Serpent, tenant celle-ci à pleine gueule, l'appuie sur le sol en s'arc-boutant sur elle et contractant au maximum les rétracteurs du palais et de la mandibule, action qui a pour résultat d'attirer la proie vers le pharynx, et de ménager la dilatation de celui-ci qui ne doit pas être trop brusque.

B. — Dilatation de la bouche et du pharynx. — Mais pour que la progression de la proie puisse se faire, il faut que la bouche et le pharynx se dilatent. La dilatation a pour facteur passif le quadratum et pour facteurs actifs les muscles dépresseurs de la mandibule, ainsi que les autres tissus extensibles du mince plancher bucco-pharyngien.

La contraction des dépresseurs de la mandibule, quand les muscles tenseurs de son articulation avec le quadratum sont en

simple état de tonus, a pour effet de reporter vers le haut, sur l'articulation quadrato-squamosale, le centre de rotation de l'arc mandibulaire, qui s'allonge ainsi de la hauteur du quadratum, ce qui transforme le levier droit en un levier coudé et augmente le diamètre vertical de la bouche ; en même temps cet allongement de l'arc rend possible un mouvement plus prononcé de protraction de la mandibule.

Les arcs mandibulaires forment donc, au moment de la contraction des dépresseurs, les bords rigides d'une nasse dont les parois sont constituées par le mince plancher bucco-pharyngé. Comme les extrémités antérieures des arcs mandibulaires ne sont réunies que par un pont fibreux, extensible, lorsque la nasse est distendue, elle déborde notablement de part et d'autre les contours fixes des maxillaires.

Cette nasse est descendue plus ou moins bas suivant la longueur du quadratum ; quand elle s'élève, elle fixe la proie contre le palais par le jeu des muscles temporaux.

Pendant la contraction de ces muscles, si le diamètre vertical de la bouche diminue, son diamètre transversal augmente, comme on peut s'en rendre compte par l'observation directe ; on voit effectivement l'angle mandibulaire se reporter en dehors en même temps qu'il s'avance. Il est aisé de voir aussi que toute progression de la proie vers le pharynx est définitivement acquise, grâce à l'indépendance des deux moitiés de la bouche, dont l'une maintient cette proie, tandis que l'autre progresse sur elle : celle-ci ne cesse donc de distendre le pharynx qu'elle parvient à franchir, et pénètre dans l'œsophage.

Pendant ce passage, qui dure toujours un temps assez long, le Serpent risquerait d'asphyxier si l'orifice antérieur de la trachée occupait le fond du pharynx ; mais cette trachée se prolonge jusque vers le tiers antérieur du plancher buccal, où elle s'ouvre par un orifice taillé en biseau qui ne peut être oblitéré. Dans la région pharyngienne, la dilatabilité des parties molles et les anneaux cartilagineux complets de la trachée s'opposent au complet affaissement des voies respiratoires.

3° *Déglutition.*

Après avoir franchi le gosier grâce au jeu du palais mobile et

à la dilatation de la bouche, la proie conduite à l'entrée de l'œsophage dilate celui-ci, sans qu'aucun obstacle s'y oppose, et par le seul fait de son volume et de la fermeture du chemin à l'arrière. La proie, devenue ainsi bol alimentaire, se comporte comme tout corps étranger dilatant une enveloppe élastique. Cette enveloppe, en l'espèce, est représentée non seulement par la paroi digestive, mais encore par les muscles intercostaux et par la peau, le tout distendu et moulant la proie qui forme une saillie allongée bien visible à l'extérieur. L'enveloppe élastique se contracte alors sur son contenu, qui s'avance dans le sens où il éprouve la moindre résistance, c'est-à-dire vers l'estomac et l'intestin, de sorte qu'on en peut suivre le parcours par ondes successives, jusqu'à ce que son attaque par les sucs digestifs lui ait enlevé toute forme définie.

4° *Insalivation.*

La période d'engagement de la proie s'accompagne de l'hypersécrétion des glandes de la muqueuse buccale et des lèvres. La salive mixte enrobe ainsi la victime d'un enduit glissant qui en favorisera le passage; mais en outre cette salive est inoculée dans les téguments, tissus, comme on le sait, les plus indigestes de l'animal, par autant de petites plaies que font les dents dans leurs implantations successives; et comme les dents sont très nombreuses chez les Boïdæ, il en résulte une lacération du sac cutané qui favorisera la pénétration ultérieure des autres sucs digestifs.

b) Colubridae Aglyphes et Opisthoglyphes. — Chez ceux d'entre ces Colubridæ qui ont conservé le crâne massif des Boïdæ, les différents actes qui ont pour but la pénétration de la proie dans l'estomac sont en tous points calqués sur ceux que nous venons de décrire : la quantité seule de la salive mixte qui enrobe la proie est modifiée ; les glandes maxillaires supérieures et postérieures sécrètent effectivement un produit qui, outre son action lubrifiante et digestive sur les tissus de la proie, l'empoisonne et finit par en paralyser la résistance. Cette salive tue même la proie, lorsque, pour une raison ou pour une autre, cette dernière est abandonnée avant d'être profondément engagée. Nous avons souvent interrompu nos Couleuvres tandis

qu'elles avalaient leur victime, et toujours nous avons vu les Grenouilles insalivées succomber assez rapidement à leurs éraflures cutanées, alors qu'elles résistent longtemps aux érosions d'ordre purement traumatique, trophique ou infectieux.

Chez la plupart de ces Colubridæ, l'allégement marqué des os du crâne entraîne un développement compensateur des parties molles, et par là un déplacement plus grand des os les uns sur les autres pendant la contraction des muscles, d'où une certaine indépendance fonctionnelle des deux moitiés de la bouche, qu'on peut observer quand l'animal engage sa proie quand on le fait mordre à vide, ou bien quand, en frôlant du bout du doigt et d'un seul côté le bord commissural des lèvres, on détermine ainsi l'ouverture de la bouche du côté correspondant. Pendant l'engagement de la proie, on voit alternativement progresser sur cette dernière chaque moitié de la bouche, ce qui assure une contention très forte de cette proie quand l'une des moitiés lâche prise pour se porter en avant.

Ajoutons à cela que l'allongement déjà sensible du quadratum, en augmentant successivement le diamètre vertical de la bouche pendant la contraction des muscles dépresseurs de la mandibule, puis son diamètre transverse pendant celle des temporaux, favorise de son côté l'engagement.

c) Protéroglyphes. — Chez les Serpents réputés de tous temps comme venimeux (Protéroglyphes et Solénoglyphes), le premier acte du drame qui se passe entre l'agresseur et sa victime est précédé de mouvements qui donnent au Serpent venimeux des attitudes particulièrement énergiques, qu'on ne retrouve pas chez la plupart des autres dans les mêmes circonstances. Les attitudes qui précèdent l'attaque correspondent toujours à un soulèvement de la région antérieure du corps, à un affermissement de la tête sur le cou (par apposition de l'exoccipital sur l'atlas), par la contraction des muscles dorsaux, qu'accompagne, chez le Naja, une sorte de mouvement oscillatoire, la flexion de la tête sur le cou et l'écartement de la peau de celui-ci, par soulèvement des côtes cervicales. Cette attitude a valu l'épithète de Cobra di Capello à certains d'entre eux.

La détente sur la victime est produite par la contraction soudaine des muscles du groupe du grand droit antérieur et des

muscles sacro-lombaires; mais, contrairement à ce qu'en pense Mc Kay, l'ouverture de la bouche et la protraction du maxillaire ne marquent pas le début, mais la fin seulement de ce mouvement de détente. Le Serpent ne se précipite pas bouche ouverte sur sa victime.

Le mécanisme de la morsure est identique à celui que nous avons décrit chez les Boïdæ et les Colubridæ : la dépression de la mandibule se produit en même temps que la protraction du palais et des maxillaires; mais il se superpose au deuxième temps de la morsure simple, l'inoculation du venin dans la plaie faite par les crochets, par un mécanisme un peu plus compliqué, mais non essentiellement différent de celui qu'on observe chez les Colubridæ. Chez ces derniers, le venin pénètre simplement, sans projection, dans les tissus par la surface du crochet enduit de salive venimeuse, ou à la fois par la surface et par une rainure superficielle qui le laisse *écouler* dans la plaie. Chez les Protéroglyphes et les Solénoglyphes, il est *projeté* sous pression, pendant la fermeture de la bouche par la contraction du temporal antérieur, dont une partie sert de compresseur à la glande.

La compression, chez la majorité des Protéroglyphes, s'exerce sur le fond, la face interne, la face supérieure et antérieure du sac glandulaire, et se trouve rendue plus effective par la contraction du muscle ptérygoïdien externe sur lequel repose la glande et au-dessous de laquelle il forme ainsi un plan rigide et turgescent. Le venin est exprimé de l'acinus dans le canal excréteur, puis dans la gaine des crochets, par un orifice dont les bords forment une saillie en papille à la face interne de cette gaine et au voisinage de la base du crochet.

Le passage du venin dans le sillon venimeux de la dent est assuré par la tension des bords de la gaine qui, tout en fermant l'ouverture inférieure par l'affrontement de ses bords latéraux, applique la papille terminale sur la base des crochets, où se trouve précisément l'ouverture supérieure du canal. Il n'est pas nécessaire, comme le pensent quelques auteurs, qu'il y ait abouchement des deux orifices : la tension des bords de la gaine, son application sur les tissus mordus suffisent à réaliser une cavité close dans laquelle le venin, arrivant sous pression,

passe par la seule voie qui est libre, celle du canal venimeux.

C'est le mécanisme même de l'injection hypodermique ou intramusculaire.

Ce qui caractérise encore cette morsure, c'est que d'ordinaire le Serpent se retire aussitôt après l'avoir infligée, comme pour se mettre à l'abri des gestes brusques de la victime, ou pour attendre les effets de son venin ; mais il reste parfois, quand il est très affamé, la bouche close sur la victime qu'il vient de frapper ; on le voit alors exécuter des contractions du compresseur, ayant pour effet de faire pénétrer dans la plaie des doses répétées de venin. Il peut aussi frapper plusieurs fois de suite s'il est très excité, quand il emploie à la défense son arme d'attaque ; mais vis-à-vis de sa proie, un seul coup d'ordinaire lui suffit pour la mettre à sa merci. Quand les mouvements convulsifs de la victime sont presque éteints, le Serpent s'en rapproche et en commence l'engagement.

Celui-ci est favorisé, chez les Protéroglyphes, par l'indépendance des maxillaires, par suite de leur raccourcissement qui leur a fait perdre tout contact avec le prémaxillaire. Mais le maxillaire demeure horizontal et ne peut se déplacer que dans la direction antéro-postérieure avec une obliquité limitée, en raison de ses rapports avec le transverse et le préfrontal. Il conserve ses rapports avec l'arc ptérygo-palatin, non seulement en dehors par la branche transverse de cet arc, mais en dedans par le faisceau musculo-fibreux du muscle pariéto-palatin, servant de tenseur à la gaine des crochets. Cette disposition assure l'indépendance fonctionnelle des deux parties symétriques qui constituent la bouche, et la synergie des pièces qui composent chacune d'entre elles.

Déjà chez les Protéroglyphes du genre *Dendraspis*, nous observons une ébauche de ce qui, au point de vue du mécanisme seul de l'inoculation, distingue les Viperidæ de tous les autres Serpents venimeux : *le mouvement de bascule possible du maxillaire autour de son articulation préfrontale*, mouvement qui, sous la poussée de l'ecto-ptérygoïde pendant la contraction des protracteurs du palais, porte en avant et en haut l'extrémité antérieure du maxillaire avec les crochets qu'il porte.

De plus, la gaine des crochets se trouve déjà tendue sur ses

deux faces par le prolongement fibreux du muscle sphéno-palatin en dedans, ceux du ligament du ptérygoïdien externe en dehors, ce qui rapproche avec plus de précision que chez les autres Protéroglyphes la papille terminale du canal excréteur de la glande de l'orifice supérieur du canal venimeux de la dent.

d) Viperidæ (fig. 72). — L'attitude qui précède l'attaque de la proie est différente de celle qu'on observe chez le Naja. La Vipère, plus ou moins lovée, soulève aussi la portion antérieure du corps; le cou est plusieurs fois reployé latéralement en un zigzag plan sur lequel la tête est légèrement rétrofléchie. La détente a la même brusquerie ; elle est réalisée par le même mécanisme que chez les Protéroglyphes ; il en est de même du mécanisme essentiel de la morsure. Mais celle-ci est accompagnée d'une protraction plus étendue du palais avec renversement des maxillaires et de leurs crochets autour des articulations préfrontales comme axe. La protraction du crochet est maxima, ce qui est dû à la brièveté et à la verticalité du maxillaire, car le mécanisme de la protraction du palais reste le même, déterminé par la contraction du sphéno-ptérygoïdien, non pas seul, comme le pense Weir-Mitchell, mais aidé de celle du pariéto-ptérygoïdien.

La protraction est limitée par le ligament postérieur préfronto-maxillaire ainsi que par l'apposition de l'apophyse montante du maxillaire sur le préfrontal. Le mouvement inverse de rétraction, qui applique le maxillaire armé de son crochet contre le palais, à la manière d'une lame de couteau se reployant sur son manche, quand cette rétraction se fait à vide, après la morsure, est limité par le ligament antérieur préfronto-maxillaire : la blessure possible du palais par l'extrémité acérée des crochets est ainsi évitée. Ce reploiement contre la paroi palatine de l'arme empoisonnée, conséquence de la brièveté extrême du maxillaire, est caractéristique des Viperidæ, car chez les Colubridæ, comme nous l'avons vu, le maxillaire rétracté reste horizontal, et les crochets qui y sont fixés gardent une orientation presque verticale.

Le mécanisme même de la rétraction du palais et des crochets qui harponnent la proie et en favorisent l'engagement est exactement le même que chez les Protéroglyphes : il est mis

en jeu par la contraction du pariéto-palatin et des ptérygoïdiens ; mais la longueur du crochet, qui atteint, comme nous l'avons vu, presque celle du crâne dans certains genres, comme le genre Bitis, entraîne une pénétration beaucoup plus profonde du venin dans les tissus, de telle sorte que la morsure, chez les grosses espèces, équivaut à une inoculation intramusculaire. De plus, la fermeture complète du canal venimeux et l'élasticité des tissus qui se referment derrière le crochet, quand celui-ci se retire, assurent l'inclusion parfaite du venin dans la plaie, en font pour ainsi dire une plaie interne et fermée, par opposition à celle que détermine le crochet relativement court et conique des Protéroglyphes.

La longueur et la finesse proportionnelle du crochet des Viperidæ portent donc à sa perfection la plus grande l'introduction du venin dans les tissus.

Quant au passage du venin de la gaine dans l'orifice supérieur du crochet, il s'effectue comme chez les Protéroglyphes ; mais est facilité par une tension plus parfaite de la gaine, reliée sur ses deux faces au système rétracteur, par le prolongement du muscle pariéto-palatin en dedans, et les fibres du ptérygoïdien externe en dehors.

Le venin est projeté dans le canal excréteur de la glande par la contraction du faisceau compresseur du muscle temporal antérieur pendant l'élévation de la mandibule et la protraction du palais. Il franchit le renflement glandulaire du canal, qui correspond, comme nous l'avons vu, à un rétrécissement du calibre interne, et pénètre dans la gaine de la dent de la même façon que chez les Protéroglyphes.

Quand le maxillaire, portant son crochet, est reployé contre le palais, la bouche étant fermée ou même ouverte, l'aplatissement du canal résultant de sa légère tension sur le bord maxillaire, ainsi que le rétrécissement de son calibre et la viscosité du mucus sécrété par les cellules glandulaires du renflement suffisent à contre-balancer la tonicité du muscle compresseur ; il n'est pas besoin que le renflement ait le rôle actif de sphincter que lui suppose Weir Mitchell, en admettant à tort la nature musculaire de ses parois.

En résumé, le mécanisme de la morsure et de l'inoculation

du venin chez les Protéroglyphes et les Vipéridés peut se résumer dans les phases suivantes qui se déroulent avec une grande rapidité :

1° Détente brusque du Serpent sur sa victime. Vers la fin de ce mouvement :

2° Abaissement de la mandibule, protraction simultanée des crochets qui pénètrent dans les tissus de la proie ;

3° Élévation de la mandibule ; simultanément rétraction des crochets et pénétration du venin sous pression dans la plaie.

Les autres actes : engagement de la proie, dilatation de la bouche, déglutition, se produisent exactement comme chez les autres Serpents.

Ajoutons toutefois que l'engagement est dû, surtout chez les grosses espèces, au jeu alternatif des crochets qui pénètrent à tour de rôle dans la proie, la harponnent au fur et à mesure que la nasse mandibulaire s'avance, ce que l'on distingue très bien sur la Vipère du Gabon par exemple. La plupart des autres dents armant soit les palato-ptérygoïdiens, soit les mandibules, sont en voie de disparition chez certaines espèces, et nous avons vu qu'il n'en reste plus qu'une dizaine en tout chez l'*Atractaspis atterrima* où les deux énormes crochets venimeux suffisent à faire progresser la proie vers le défilé pharyngien.

La dilatabilité de la bouche est portée à son maximum chez les Viperidæ, en raison de l'allongement considérable du quadratum.

Le mécanisme de l'engagement de la proie peut être comparé (sauf le sens opposé du mouvement) à celui de l'accouchement, car il s'accomplit par une dilatation graduelle du passage pharyngien, grâce à la souplesse des téguments et à l'élasticité des muscles. Les mouvements propres de la victime excitent les muscles protracteurs du palais, puis les muscles du cou, à se contracter sur elle et en assurent la progression, de la même manière que ceux du fœtus en facilitent l'expulsion. Mais ces mouvements ne sont pas obligatoires ; ils ne sont qu'adjuvants, car les corps inertes qui distendent une enveloppe élastique en excitent aussi, quoique à un degré moindre, la contraction, et on sait que les Serpents sont parfaitement capables de déglutir des proies mortes.

Les différents mouvements que nous avons décomposés s'effectuent d'une façon si rapide qu'il est assez difficile de les distinguer par l'observation immédiate ; mais certaines conditions permettent d'analyser et de fixer quelques détails sur lesquels les auteurs sont en divergence d'opinions, et dont nous n'avons pas voulu surcharger notre exposé.

Dans un lot de Vipères récemment capturées, et qu'on examine à travers les vitres de leur cage, il s'en trouve toujours quelques-unes plus agressives ou plus émotives, qui répondent à la moindre excitation par une projection de la tête et de la région antérieure du corps vers l'épouvantail. Or, suivant la distance à laquelle se trouve l'animal, son museau frappe la vitre avant qu'il ait ouvert la bouche ou bien après l'avoir ouverte ; dans ce dernier cas, il frappe avec son crochet, et dépose une gouttelette de venin sur le verre. Souvent même le crochet s'épointe contre l'obstacle.

La protraction de la dent venimeuse a donc lieu dans la dernière période du mouvement d'attaque ou de défense, et non au moment où le Serpent commence à ouvrir la bouche ; elle paraît soumise à l'influence directe de la volonté de l'animal, car nous avons vu très fréquemment nos Serpents frapper du museau leur proie, sans la piquer, comme pour l'avertir simplement de se tenir à l'écart, ce qui confirme les observations antérieures de Weir Mitchell et de Mc Kay.

Cuvier (102), Duméril et Bibron (105), Duvernoy (6) admettaient aussi que le mouvement des crochets a lieu sous l'influence de la volonté et par l'action des muscles protracteurs du palais. Cependant A. Dugès (104) a repris et développé une théorie déjà émise par Van Lier (109), reproduite par Huxley, d'après laquelle l'abaissement outré de la mandibule, soit exécuté volontairement, soit effectué artificiellement, suffit pour faire avancer le levier qui redresse le crochet, le quadratum dans cet abaissement venant buter contre l'extrémité postérieure de l'os ptérygoïdien. En abaissant fortement la mandibule chez des Vipères récemment mortes, ces auteurs ont vu les crochets se redresser, et ils ont conclu à la dépendance absolue des deux phénomènes.

Cette théorie du redressement automatique des crochets ne

peut résister à l'analyse détaillée des faits : car il suffit, dans les conditions où se sont placés les auteurs précédents, de modifier très légèrement le mouvement d'abaissement, d'éviter la traction en avant, pour ne plus constater de protraction du crochet.

En effet l'os ptérygoïdien, étant relié par un ligament et par le muscle ptérygoïdien interne à l'articulation de la mandibule, est forcément porté en avant si on déplace l'articulation dans le même sens. C'est ce qui a dû arriver à Dugès. Mais on ne saurait rigoureusement en conclure comme lui que les choses se passent de même sur le vivant.

Nous avons eu très souvent l'occasion de voir les Vipères ouvrir la bouche sans redresser leurs crochets, ou mouvoir ceux-ci presque sans ouvrir la bouche. Certaines espèces laissent leurs crochets au repos quand elles engagent la proie, n'utilisant que leurs dents ptérygo-palatines pour la faire progresser ; d'autres, comme la Vipère du Gabon, emploient surtout leurs crochets que l'on voit alternativement se protracter et s'implanter dans la proie.

Dès que la proie est engagée dans le pharynx, les crochets se reploient dans la position de repos, alors que la mandibule est encore fortement abaissée.

Enfin, si, au moyen d'une pince, on saisit une Vipère de manière à en immobiliser la mandibule, l'animal cherche à piquer l'instrument avec ses crochets, qu'il agite d'une manière menaçante. L'action volontaire et indépendante du mouvement des crochets, observée déjà par Weir Mitchell sur le Crotale, peut être encore vérifiée sur les sujets qui gardent leur appétit en captivité, comme les Lachesis, et qui font des exercices d'assouplissement de leur appareil inoculateur avant et après leur repas.

Déjà Soubeyran (114, p. 59) avait fait des critiques à la théorie de Dugès : « Lorsque l'animal veut avaler une proie, dit-il, il ouvre la bouche d'une façon très outrée, et cependant les crochets ne se relèvent pas. » Aussi pour expliquer le « redressement » quand l'animal veut piquer, et le « non-redressement » quand il déglutit, fait-il intervenir le masséter (compresseur courbe), par l'intermédiaire du tendon qu'il a découvert. En se

contractant le muscle tirerait en arrière le maxillaire qui, pivotant sur le transverse, relèverait ses crochets.

Il est facile de constater sur les pièces anatomiques fraîches que ce mouvement de bascule autour du transverse est mécaniquement impossible : l'apophyse supérieure du maxillaire pivote en avant sur le préfrontal en entraînant le transverse, mais elle ne peut pivoter sur celui-ci parce qu'elle est retenue dans une position fixe par des ligaments latéraux. C'est à peine si, en tirant sur le tendon de Soubeyran, on imprime à l'apophyse articulaire un léger mouvement latéral, qui fait incliner en dedans la pointe du crochet.

D'autre part, si cette théorie est exacte, à chaque redressement du crochet il y aurait projection du venin, ce qu'on n'observe pas : les deux phénomènes ne sont donc pas liés l'un à l'autre; c'est également l'opinion de Weir Mitchell et de Mc Kay.

De ces diverses observations, on arrive forcément à conclure à l'indépendance fonctionnelle du levier ptérygo-palatin qui fait basculer le maxillaire, fait que démontre d'ailleurs l'excitation électrique des muscles qui s'insèrent sur ce levier : celle des pariéto et des sphéno-ptérygoïdiens détermine la protraction des crochets, celle du pariéto-palatin et des ptérygoïdiens en détermine le retrait, sans qu'il se soit produit de mouvements simultanés de la mandibule.

De plus, comme nous l'a montré l'anatomie des organes du mouvement et la disposition des parties osseuses de la tête, chaque moitié de la bouche, haut et bas, peut fonctionner indépendamment de l'autre, ce qui facilite au plus haut degré la dilatabilité de la bouche et l'engagement de la proie.

Colubridæ Aglyphes (*Tropidonotus*, *Zamenis*, *Coronella*...). — En résumé la fonction venimeuse n'a été jusqu'ici constatée chez les Serpents qu'à partir de la famille des Colubridæ. Elle apparaît, chez les Colubridæ Aglyphes, comme une fonction salivaire, sans modification de forme extérieure, ni de structure des glandes préexistantes.

Le groupe glandulaire maxillaire supérieur, formé en réalité de deux glandes accolées, acquiert des fonctions toxiques par sa région postérieure séreuse, et manifeste des fonctions

antitoxiques par sa moitié antérieure muqueuse (Phisalix et Bertrand).

L'appareil inoculateur ne contracte pas de rapports intimes avec l'appareil glandulaire; la seule particularité qu'il présente consiste dans le développement en crochet plein de la dernière ou des deux dernières dents maxillaires.

Il y a mélange de la sécrétion venimeuse avec les autres liquides salivaires ; mais sa dilution n'altère pas ses propriétés toxiques, et la pénétration dans les tissus de la victime est assurée par la multitude de petites blessures que produit la herse dentaire en progressant sur la proie.

L'introduction du venin dans celle-ci s'effectue par morsure simple.

Colubridæ opisthoglyphes (*Cœlopeltis*, *Dryophis*...). — L'appareil glandulaire venimeux présente les mêmes caractères de forme extérieure et de structure que chez les Aglyphes.

L'appareil inoculateur n'en diffère que par l'apparition d'un sillon sur le crochet, et d'une gaine qui l'entoure, et dans laquelle s'ouvre l'orifice externe du canal excréteur, évitant pendant la morsure le mélange de la salive venimeuse avec les autres salives.

Du venin pur est donc inoculé dans les plaies profondes faites par les crochets, et du venin dilué dans les criblures cutanées faites par les autres dents maxillaires et les dents palatines.

C'est en raison de la faible différenciation de l'appareil inoculateur que les Colubridæ Aglyphes, et même les Colubridæ Opisthoglyphes, ont été considéré si longtemps comme des Couleuvres « innocentes ».

Colubridæ Protéroglyphes (*Hydrus*, *Platurus*, *Naja*...). — A partir des Protéroglyphes le doute n'est plus permis ; appareil glandulaire et appareil inoculateur se compliquent.

La glande venimeuse devient indépendante des glandes labiales supérieures et s'entoure d'une épaisse membrane qui en masque la lobulation. Son acinus amplifié sert de réservoir au venin ; l'épithélium reste séreux. L'acinus se prolonge en un canal excréteur conique dont l'orifice terminal s'ouvre dans la la gaine des crochets au voisinage de leur base d'insertion ; le canal est lui-même glandulaire et contient dans ses parois une

multitude de petites glandes muqueuses sur la fonction et la signification desquelles nous fixeront des expériences non encore terminées.

La glande venimeuse n'a pas perdu sa qualité de glande salivaire; mais c'est sa fonction toxique qui dès lors devient prépondérante.

Par son développement, elle contracte des rapports étroits avec le muscle temporal antérieur, qui, par un ou deux de ses faisceaux, suivant les genres, enveloppe plus ou moins l'acinus et, par la compression qu'il exerce sur ce dernier, concourt à l'expulsion du venin.

Ce faisceau compresseur du temporal suit même la glande lorsque celle-ci, par un allongement considérable et une orientation inusitée, pénètre dans la cavité générale, comme chez le *Doliophis intestinalis*. Au point de vue glandulaire, cette petite espèce présente le même perfectionnement que les Viperidæ : canal excréteur fin et allongé, pourvu d'un renflement ovoïde vers son extrémité antérieure; enveloppement complet de l'acinus par le faisceau postérieur du temporal antérieur.

Les portions osseuses de l'appareil inoculateur sont elles-mêmes très modifiées : le quadratum est plus allongé que dans les autres Colubridæ, ce qui permet une ouverture buccale plus grande; le maxillaire est notablement raccourci; les crochets sillonnés et entourés de leur gaine en occupent l'extrémité antérieure et sont suivis ou non d'autres dents plus petites situées vers l'extrémité postérieure.

Ce maxillaire est allongé dans le plan du palais; il est d'ordinaire fixe sur son articulation préfrontale, de sorte que l'inoculation du venin se fait également par morsure simple, mais avec pénétration sous pression du venin dans la plaie par la rainure du crochet.

Les crochets sillonnés sont en général moins longs et moins acérés que chez beaucoup d'Opisthoglyphes; mais cette imperfection relative est largement compensée par la haute toxicité du venin.

Au point de vue de la mobilité du maxillaire, il existe un type, le *Dendraspis*, qui réalise déjà le mécanisme considéré comme distinctif entre les Protéroglyphes et les Viperidæ :

le mouvement de bascule possible des maxillaires autour de l'articulation préfrontale comme axe, portant au maximum la protraction de ce maxillaire qui entraîne celle du crochet.

Le maxillaire, bien qu'il ait encore nettement la longueur normale qu'on observe chez les Protéroglyphes, ne porte que les crochets venimeux, amincis, allongés et pratiquement canaliculés comme chez les Viperidæ.

Viperidae (*Vipera*, *Bitis*, *Lachesis*, *Cerastes*, *Crotalus*...). — Les perfectionnements réalisés dans l'une ou l'autre partie de l'appareil venimeux par différentes espèces de Protéroglyphes se trouvent réunis chez un même Viperidæ.

La glande venimeuse est construite sur le même type séreux quant à l'acinus ; mais le canal excréteur est plus mince, plus allongé, et son épithélium ne change de caractère qu'au niveau du renflement terminal, dont les parois renferment de nombreuses glandes muqueuses. Il se termine, comme chez les Protéroglyphes, dans la gaine du crochet par un orifice papillaire situé au voisinage de la base de ce crochet.

Quant à l'action de la sécrétion muqueuse du renflement, des expériences en cours la fixeront ; mais elle montrent déjà que cette sécrétion est très différente de celle qui est produite par les glandes labiales supérieures appartenant cependant au même type histologique.

Le faisceau du temporal antérieur, qui sert de compresseur à l'acinus glandulaire, est devenu plus indépendant que chez la majorité des Protéroglyphes. Il a perdu son insertion cranienne qui s'est reportée sur l'acinus, plus ou moins complètement recouvert par les fibres musculaires de ce faisceau. Toutefois, dans le genre *Causus*, cette insertion est conservée, et le faisceau forme à l'acinus tout entier un revêtement musculaire compresseur, comme nous l'avons vu réalisé chez les Protéroglyphes par le genre Doliophis.

On n'a pas signalé encore chez les Viperidæ d'allongement si marqué, et de pénétration de la glande dans la cavité abdominale, telle qu'ils se rencontrent chez les Doliophis.

Les portions osseuses de l'appareil inoculateur, direct ou adjuvant, présentent chez les Viperidæ le maximum de différenciation : le crâne est raccourci, élargi et aplati, ce qui a pour

résultat de le rendre plus mobile sur ses articulations, et de reporter au voisinage de l'extrémité du museau les crochets inoculateurs.

Mais en outre le maxillaire est raccourci au maximum, redressé, n'ayant plus de surface inférieure que celle qui est nécessaire à l'implantation des crochets. Il est de plus mobile autour de son articulation préfrontale, sur laquelle il bascule pendant la protraction du palais, de telle sorte que, en même temps, la pointe des crochets se trouve elle-même protractée, ce qui facilite l'atteinte de la proie.

Les crochets eux-mêmes présentent leur maximum de perfectionnement : ils sont énormément développés ; chez les plus grosses espèces, ils atteignent jusqu'à deux centimètres, et peuvent traverser le cuir des bestiaux qu'ils mordent ; ils sont acérés, recourbés en arcs et toujours canaliculés, portant ainsi profondément le venin qui pénètre sous pression dans la profondeur pendant la contraction du muscle compresseur, et qui n'en sort pas.

L'envenimation de la proie est donc facilitée ; son engagement ne l'est pas moins par l'allongement hypertrophique du quadratum qui suspend au-dessous du crâne réduit des Viperidæ une vaste nasse dilatable, servant d'antichambre à des proies d'un diamètre qui peut dépasser plusieurs fois celui du Serpent.

Mais si le perfectionnement de l'appareil producteur du venin et de l'appareil inoculateur est porté à son maximum chez les Viperidæ, la toxicité du venin, facteur important de la fonction venimeuse, ne paraît pas avoir suivi la même progression ; jusqu'à présent, les venins les plus toxiques et les plus rapidement mortels se rencontrent chez les Protéroglyphes : il n'y a pas synergie dans les deux éléments importants de la fonction venimeuse : appareil venimeux et toxicité de la sécrétion.

CONCLUSIONS

De l'ensemble de cette étude sur l'anatomie comparée de l'appareil venimeux des Serpents il ressort :

1° Que les variations de l'appareil venimeux ne peuvent, pas

plus que celles des téguments, être utilisées en taxonomie, pour distinguer par exemple les Protéroglyphes des Solénoglyphes, car les caractères considérés jusqu'à présent comme différentiels se rencontrent dans les deux groupes, et ne sont que des caractères de fréquence, dont l'importance ne pourra que diminuer au fur et à mesure qu'un plus grand nombre d'espèces seront connues ;

2° Que le perfectionnement morphologique de l'appareil venimeux tout entier n'est pas en rapport direct avec la toxicité du produit venimeux ;

3° Que la fonction venimeuse, quand elle apparaît chez les Serpents, se superpose, dans des organes déjà existants et non modifiés dans leur forme et leur structure, à la fonction digestive des glandes salivaires buccales. Elle intervient, en outre, pour faciliter la déglutition de la proie vivante par l'effet paralysant qu'elle a sur celle-ci.

Cette toxicité salivaire s'observe d'ailleurs chez d'autres animaux réputés ou non venimeux ; elle n'est donc que l'exagération d'une fonction normale se rapportant aux phénomèmes de nutrition du sujet lui-même, car beaucoup de phénomènes d'ordre toxique, sinon tous, se ramènent plus ou moins directement à une action désintégrante et digestive sur les éléments anatomiques.

Ce n'est que chez les Serpents (Colubridæ Protéroglyphes, Viperidae) où les crochets inoculateurs se trouvent reportés en avant de la bouche par raccourcissement du maxillaire, et où la glande venimeuse, plus développée et servant de réservoir à sa propre sécrétion, peut déverser, en un court moment, une dose de venin mortelle pour les animaux les plus résistants, que la fonction venimeuse sert directement à l'attaque et à la capture de la proie, et par surcroît à la défense de l'espèce.

Laboratoire d'Herpétologie du Muséum.

LÉGENDES POUR LES FIGURES DES PLANCHES

PLANCHE I.

Fig. 51 à 53. — Distribution du nerf trijumeau et ses branches glandulaires : 51, chez *Zamenis viridiflavus*; 52, chez *Vipera Aspis*; 53, chez *Python regius*. Pour la signification des lettres, voir la légende, p. 54 ; 54, muscles superficiels de la tête chez *Python regius*, voir la légende, p. 70. — Pour les figures 51 à 53, voir la légende, p. 54. — Pour la figure 54, voir la légende, p. 70.

PLANCHE II.

Fig. 55 à 57. — Muscles de la tête chez *Python regius* : 55, face dorsale ; 56, face palatine; 57, face inférieure du plancher buccal ; 58, face palatine chez *Cœlopeltis insignitus*. — Pour les figures, voir la légende, p. 70.

PLANCHE III.

Fig. 59. — Muscles cervico-céphaliques chez le *Python regius*; — Fig. 60 à 64. Muscles superficiels de la tête chez *Typhlops punctatus*, 60; chez *Xenopeltis unicolor*, 62; chez *Amblycephalus mœllendorfii*, 63; chez *Cœlopeltis insignitus*, 64. — Pour toutes les figures, voir la légende, p. 70.

PLANCHE IV.

Fig. 65 à 68. — Muscles superficiels de la tête chez *Platurus fasciatus*, 65; chez *Naja bungarus*, 66; chez *Dendraspis angusticeps*, 67 ; muscles profonds de la tête, chez *Dendraspis angusticeps*, 68. — Pour leurs noms, voir la légende, p. 70.

PLANCHE V.

Fig. 69 et 70. — Faisceau maxillaire du muscle pariéto-palatin : chez *Bitis gabonica*, fig.69 ; et chez *Naja bungarus*, fig. 70 ; fig. 71, muscles superficiels de la tête, chez *Vipera aspis* ; fig. 72, muscles superficiels et profonds, 1/2 schématique pour montrer le mécanisme de la protraction du crochet venimeux chez *Vipera aspis*; fig. 73, muscles superficiels de la tête chez *Causus rhombeatus*, voir la légende, p. 70.

LISTE DES FIGURES

Développement de l'appareil venimeux.

Pages.

1 à 10. Développement de l'appareil venimeux de la Vipère aspis... 1 à 9
11. Disposition de l'appareil chez la Vipère adulte..... 9
12 à 17. Développement du crochet venimeux de Vipera berus..... 11
18. Développement des dents chez Tropidonotus natrix..... 15
19. Développement des crochet chez le Cobra..... 15
20. Disposition des germes dentaires chez le Crotale adulte..... 17
21. Disposition des germes dentaires chez Vipera berus..... 17

Glande venimeuse.

Forme extérieure.

22. Platurus fasciatus..... 21
23. Homalopsis buccata..... 21
24. Hydrus platurus..... 21
25. Dryophis nasutus..... 21
26. Eteirodipsas colubrinus..... 24
27. Tropidonotus natrix..... 24
28. Naja bungarus..... 24
29. Lachesis lanceolatus..... 24
30. Bitis gabonica..... 24
31. Causus rhombeatus..... 24
32. Doliophis intestinalis..... 24

Structure.

33 et 34. Tropidonotus natrix..... 26 et 28
35. Cœlopeltis insignitus..... 29
36. Doliophis intestinalis..... 35
37, 39 à 43. Vipera aspis..... 36, 37 et 38
38. Causus rhombeatus..... 36
44. Lachesis lanceolatus..... 39
45. Naja haje..... 40

Vaisseaux céphaliques et glandulaires.

46, 47, 49 et 50. Vipera aspis..... 43 et 47
48. Tropidonotus natrix..... 43

Nerfs céphaliques et glandulaires.

51. Zamenis viridiflavus..... Pl. I
52. Vipera aspis..... —
53. Python regius..... —

MUSCULATURE.

53 à 57, 59. Python regius ..... Pl. I, II et III
58 et 64. Cœlopeltis insignitus ..... Pl. II
60 et 61. Typhlops punctatus ..... Page 70 et Pl. III
62. Xenopeltis unicolor ..... Pl. III
63. Amblycephalus mœllendorffii ..... —
65. Platurus fasciatus ..... Pl. IV
66 et 70. Naja bungarus ..... Pl. IV et V
67 et 68. Dendraspis angusticeps ..... Pl. IV
69. Bitis gabonica ..... Pl. V
71 et 72. Vipera aspis ..... —
73. Causus rhombeatus ..... —

BIBLIOGRAPHIE

APPAREIL VENIMEUX DES SERPENTS

A. — Tête osseuse et dents.

1. 1903. E. Ballowitz, Entwickelungs geschichte der Kreuzotter, t. XL, 295 p., 10 pl., Iéna.
2. 1890. G.-A. Boulanger, Exhibition of and remarks upon the skull of a large sea-snake (Distira cyanocincta) and three skulls of the green turtle. *Proc. Zool. Soc. of London*, p. 617.
3. 1896. Id., Remarks on the dentition of snakes and the evolution of the Poison-fangs. *Proc. Zool. Soc. of London*, p. 614.
4. 1835. Ant. Duges, Remarques sur la Couleuvre de Montpellier, avec quelques observations sur le développement des dents venimeuses, sur les variations de couleur individuelles ou dues à l'âge, sur un cas d'absence presque complète des écailles, etc. *Ann. des Sc. Nat.*, 2e, *Zool.*, t. III, pp. 137-150.
5. 1862. Duméril et Bibron, Erpétologie générale, t. VI, p. 131.
6. 1832-1833. G.-L. Duvernoy, Caractères anatomiques pour distinguer les Serpents venimeux. *Ann. des Sc. Nat.*, t. XXVI, 1832 ; *Id.*, t. XXX, 1833.
7. 1874. J. Fayrer, The Thanatophidia of India. *London.*
8. 1789. Ed. Gray, Sur les moyens de distinguer les Serpents venimeux. *Philos. Trans.*, vol. LXXIX, p. 21.
9. 1833. Jourdan, Description d'un appareil dentaire particulier appartenant à la colonne vertébrale, découvert dans le Coluber scaber. *L'Institut*, t. I, p. 214.
10. 1899. Mc. Kay, The osteology and myology of the Death-Adder (Acanthophis antarcticus). *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, IV, pp. 896-986, pl. XXV-XXVII.
11. 1826. Knox, Sur la structure et le mode d'accroissement des dents venimeuses des Serpents. *Trans. of the Werner Soc.* vol. V, p. 2, p. 411, fig, 1.
12. 1899. H. Martin, Recherches sur le développement de l'appareil venimeux de la Vipera aspis. *C. R. Assoc. des Anatomistes*, 1re session. Paris, pp. 56-66.
13. 1899. Owen, The anatomie of Vertebrates, vol. I. Fishes and Reptiles, p. 147, fig. 96 (Python) et 395, fig. 267, 268 (Crotale).
14. 1899. Id., Odontology, *Encyclopedia Britannia.*
15. 1849-1852. Id., Teeth and Reptilia. *Cyclopedia of Anat. and Physiol.*
16. 1912. M. Phisalix, Modifications que la fonction venimeuse imprime à la tête osseuse et aux dents chez les Serpents. *Ann. des Sc. Nat. Zool.*, 9e sér., t. XVI, pp. 161-205, 1 pl., 58 figures.
17. Parker, On the structure and development on the skull in the common snake. *Philos. Trans. of R. Acad.*, vol. CLVIX.
18. 1877. Parker and Bettany, The morphology of the skull.
19. 1727. J. Ranby, The anatomy of the poisonous apparatus of the Rattle snake. *Philos. Trans.*, vol. XXXI, n° 401, p. 377.

20. 1894. C. Röse, Ueber die Zahnentwickelung der Kreuzotter (Vipera berus, L.). *Anat. Anz.*, t. IX, pp. 439-451, 10 figures.
21. 1893. Sluiter, Ueber den Eizahn und die Eischwiele einiger Reptilien. *Morph. Jahrb.*, Bd. XX.
22. 1818. Th. Smith, On the structure of the poisonous fangs of Serpents. *Philos. Trans.*, CVIII, p. 472, pl. 22.
23. 1904. R. Sunkara-Narayana-Pillay, Note on the structure on the teeth of some poisonous snakes found in Travancore. *The Annals and mag. of Nat. History.* 7e sér., XIII, Londres, n° 75, p. 238.
24. 1855. Soubeiran, De la Vipère, de son venin et de sa morsure. Paris.
25. 1875. Ch. S. Tomes, On the structure and development of the teeth of Ophidia. *Philos. Trans.*, v. 165, pp. 297, pl. 48.
26. 1875. Id., On the development of the teeth of Newt, Frog, Slowworm and green Lizard. *Philos. Trans. of the Roy. Soc. of London*, t. CLXV, pp. 285-296, pl. 46 et 47.
27. 1876. Id., On the development of the teeth of Fishes (Elasmobranchii and Teleostei). *Philos. Trans. of the Roy. Soc. of London*, v. CLXVI, Part. I, pp. 257-267, pl. 31.
28. 1876. Id., On the development and succession of Poison-fangs of snakes. *Ibid.*, pp. 377-385, pl. 37, part. II.
29. 1902. Wall, The distinguishing characteristics between poisonous and non poisonous snakes. *Journ. of Bombay Soc.*, t. XIV, pp. 93-102, pl. A-D.
30. 1860-1861. Weir-Mitchell, Researches upon the venom of the Rattle-Snake. *Smith. Inst.*, vol. XII, pp. 18-19.
31. 1895. G.-S. West, On the poison apparatus of certain Snakes. *Rep.* 65 *Meet. Brit. Ass. adv. Sc.*, p. 737.

B. — Musculature de la tête des Serpents.

32. 1834. E. d'Alton, Beschreibung des Muskelsystems von Python bivittatus. *Arch. Anat. Physiol.*
33. 1843. J.-J. Bæchtold, Untersuchungen die Giftwerkzeuge der Schlangen. *Inaug. Dissert. Tübingen.*
34. 1892. A. Brehm, Kriechthiere und Lurche. *Thierleben*, vol. VII.
35. 1892. Cuvier, Règne animal, vol. III.
36. 1827. Ant. Dugès, Recherches anatomiques et physiologiques sur la déglutition dans les Reptiles. *Ann. Sc. Nat.*, t. XII, p. 337-395, pl. 46, fig. 11, 14, 16.
37. 1833. Id., Recherche sur la Couleuvre de Montpellier. *Ann. des Sc. Nat.*, 2e s., t. III, p. 137.
38. 1832. G.-L. Duvernoy, Caractères tirés de l'anatomie pour distinguer les Serpents venimeux des Serpents non venimeux. *Ann. des Sc. nat.*, t. XXVI.
39. 1906. P-K. Hager, Die Kiefermuskeln der Schlangen und ihre Beziehungen zu den Speicheldrüsen. *Zool. Jahrb. Anat.*, XII, pp. 173-224, pls x et xiv. (Donne par des photographies de pièces disséquées les rapports des muscles avec les glandes salivaires.)
40. 1890. C.-K. Hoffmann, Reptilien in Brow'n Klass Ordn. Thirheich. vol. VI, pp. 1448-1451, pls cxvi à cxx.
41. 1815. Huebner, De organis motoriis Boæ carinæ. *Berolini.*
42. 1894. P. Jourdain, Quelques observations à propos du venin des Serpents. *C. R. Acad. des Sc. de Paris*, t. CXVIII.
43. 1900. A. Oppel, Mundhöhle. *Oppel. Lehrbuch der Vergleichenden Mikroscopischen Anat. der Wirbelthiere*, vol. 3.

44. 1866. Owen, On the anatomy of Vertebrates, vol. 1. *Fishes and Reptiles*, 1866. fig. 145-147 (Crotale), p. 227.
45. 1900. L. Kathariner, Die Mekanik des Bisses der Solenoglyphen Giftschlangen. *Biol. Centr.*, vol. XX, p. 45.
46. 1900. Id., Ergänzung und Erwiderung. *Ibid.*, vol. 20, p. 751.
47. 1897. Id., Ueber Bildung und Ersatz der Giftzähne bei Giftschlangen. *Zool. Jahrb.*, vol. X, Anat.
48. 1889. Mc. Kay, The osteology and myology of the Death-Adder (Acanthophis antarcticus). *Proc. Lin. Soc. N. S. W.* (IV). 1889, pp. 897-986, pl. xxv à xxvii.
49. N. Rosen, Ueber die Kaumuskeln der Schlangen und ihre Bedeutung bei der Entleerung der Giftdrüse. *Zool. Anz.* t. XXVIII, pp. 1-76.
50. 1843. J. Th. Reinhardt, Beskrivelse of nogle nye Slangearten Kjöbenhavn. *Referol in Isis.*
51. 1855. Soubeiran, De la Vipère, de son venin et de sa morsure. Paris.
52. 1874. E-V. Teutleben. Ueber Kaumuskeln und Kaumechanismus bei den Wirbelthieren. *Arch. Naturg. Ig.* 40, vol. I.
53. 1900. O. Thilo, Ergänzungen zu meiner Abhandlung « Sperrvorrichtungen im Thierreich ». *Biol. Centralbl.*, vol. XX, 1900, p. 452.

C. — Glande venimeuse.

54. 1832. Ant. Alessandrini, Ricerche sulle glandole salivari dei Serpenti a denti solcati o veleniferi confrontate con quelle proprie delle specie non velenate di Schlegel. *Journ. polygrafo di Verone*, fasc. 28, p. 47, t. XII.
55. 1904. F. Béguin, La muqueuse œsophagienne et ses glandes chez les Reptiles. *Anat. Anz.* t. XXIV, pp. 337-357, 14 figures.
56. 1895. Ch. Bisogni, Sur la correspondance anatomique du groupe glandulaire sous-lingual avec les plaques jugulaires chez les Serpents non venimeux. *Journ. int.* d'*Anat. et de Physiol.*, t. XII, pp. 187-190, pl. ix.
57. 1912. G. Bobeau, Faits histologiques indiquant une fonction endocrine dans la glande à venin des Ophidiens. *C. R. Soc. biol.*, t. LXXII, p. 880.
58. 1837. G. Cuvier. *Leçons d'anatomie comparée recueillies et publiées par Duméril*, t. II, 2e éd.
59. Duméril et Bibron, Erpétologie générale, t. VI, p. 139.
60. 1909. L.-L. Dyche, The poison-glands of a rattlesnake during the period of hibernation. *Topeka Trans. Kans. Acad. Sc.*, t. XXII, pp. 312-313.
61. 1875. C. Emery. Ueber den feineren Bau der Giftdrüse der Naja Haje. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XI, pp. 561-568, pl. xxiii.
62. 1880. Id., Glandole velenose dei Serpente. *Ann. del Mus. Civ. di Hist. nat.*, vol. XV, p. 557.
63. 1880. Id. Intorno alle glandole del Capo di alcuni Serpenti Proteroglifi, *Ann. Mus. Genov.*, vol. XV.
64. 1903. L. Launoy, Contribution à l'étude des phénomènes nucléaires de la sécrétion. *Ann. des Sc. Nat. Zool.*, sér. 8, t. XVIII, Paris, p. 1-224, avec figures.
65. 1872-1873. F. Leydig, Ueber die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier. *Arch. f. Mikros. Anat.*, t. IX, pp. 598-652.
66. 1898. W. Lindemann, Ueber die Secretionserscheinungen der Giftdrüse der Kreuzoter. *Arch. f. Mikr. Anat.*, t. LIII, p. 313.
67. 1899. Dr H. Martin, Recherches sur le développement de l'appareil veni-

meux de la Vipera aspis. *C. R. Assoc. des anatomistes.*, 1re session. Paris, pp. 56-66, avec figures.
68. 1895. C.-J. Martin, Snakes, snake poisons and snakes bites. *Journ. of the Sydney University Med. Soc.*, 4 décembre.
69. 1826. J.-F. Meckel, Ueber die Kopfdrüsen der Schlangen. *Arch. f. Anat. und Physiol.*, 1er cahier, pl. 1, fig. 6.
70. 1869. A.-B. Meyer, Ueber den Giftapparat der Schlangen insbesondere über den der Gattung Callophis Gray. *Monatsb. der Akad. der Wissenssch.* Berlin, p. 27, 2 planches.
71. 1830. J. Muller, De glandularum secernentium structura penitiori in-f. p. VI (fig. 1-3).
72. 1892. F. Niemann, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Oberlippendrüsen einiger Ophidier. *Arch. f. Mikr. anat.*, Band I, Heft 3, t. LVIII.
73. 1883. P. Reichel, Beiträge zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbelthiere. *Morph. Jahrb.* VIII, pp. 1-72, pl. I.
74. 1825. Rudolphi, Dissertatio sistens spicilegium adenologiæ. *Berlin*, in-4o.
75. 1828. H. Schlegel, Untersuchung der Speicheldrüsen bei den Schlangen. *Nova act. der Cur. Nat.*. t. XIV, p. 143, pl. VII. *Bull. des Sc. nat.*. t. XVIII, no 310, p. 462.
76. 1828. J.-L. Soubeiran, De la structure de la glande à venin dans le genre Vipera et le genre Cerastes. *Ann. Soc. Lin. de Maine-et-Loire*, t. IV, pl. 1.
77. 1813. Tiedemann, Ueber Speicheldrüsen der Schlangen. *Mém. de l'Acad. de Munich*, p. 25. pl. 2. *Proceed. Zool. Soc. of London*, 1895, p. 812.
78. 1895. G.-S. West, On the buccal glands and teeth of certain poisonous snakes. *Proceed. Zool. Soc.*, p. 812 et 814.
79. 1896-1898. Id., On the histology of the salivary, buccal and Harderian glands of the Colubridæ, with notes on their tooth. Succession and the relationship of the poison duct. *Journ. of Linn. Soc.*, t. XXVI, pp. 517-526.

D. — Nerfs céphaliques et glandulaires.

80. 1895. Ch. Bisogni, Intorno alle terminazoni nervi nelle cellule glandulari salivari degli Ofidii. *Journ. Int. d'anat. et de physiol.*, t. XIII, pp. 181-187.
81. 1890. G.-H. Brown, *Die Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs*, 6e *Ophidiens*. Texte et atlas.
82. 1833. G.-L. Duvernoy, Fragments d'anatomie sur l'organisation des Serpents. *Ann. des Sc. nat.*, t. XXX.
83. 1888. Gaupp, *Morph. Jahrb.*, t. XIV, p. 438, 467.
84. 1866. Owen, *The Anatomy of Vertebrates*, vol. I, *Fishes and Reptiles*, p. 291, fig. 188 (Boa Const.).

E. — Vaisseaux céphaliques et glandulaires.

85. 1904. F.-E. Beddart, Contributions to our knowledge of the circulatory system in Ophidia, *Proc. Zool. Soc. of London*, t. I, pp. 331-370.
86. 1866. Brandt, Sur une carotide particulière de Pelias berus. *Bull. Akad. Saint-Petersbourg*, t. IX (mélange biologique).
87. 1907. H.-L. Bruner. On the cephalic veins and sinuses of Reptiles, with a description of a mechanism for raising the venous blood pressure in the head. *Ann. Journ. of Anat.*

88. 1900. A. Dendy, The intracranial vascular system of Sphenodon. *Philos. Trans.*
89. 1912. O'Donoghue, H. Chas, The circulatory system of the common grass-snake (Tropidonotus natrix). *Proc. Zool. Soc. of London*, P. III, pp. 612-647, pl. LXX et LXXII, et figures dans le texte, p. 86-91.
90. 1890. Gadow (*Pour Pelophile Madagascariensis, incorporé dans Brown's Thier Reich, exposé de Hoffmann*).
91. 1853. Gratiolet, Note sur le système veineux des Reptiles. *Journ. de l'Institut*, t. XXI, p. 60.
92. 1895. O. Grosser et E. Brezina, Ueber die Entwicklung der Venen des Kopfes und Halzes bei Reptilien. *Morph. Jahrb.* Bd. XXIII.
93. 1879. C.-K. Hoffmann, Beiträge zur Vergleichenden Anatomie der Worbelthiere. *Niederl. Arch. f. Zool.*, Bd V, pp. 19-115.
94. 1890. Id., Schlangen und Entwicklungsgeschichte der Schlangen. *Brown's Thier-Reich*, pp. 1560-1578.
95. 1837. J.-P. Hopkinson and J. Pancoat, On the visceral anatomy of the Python (Cuv.) described by Daudin as Boa reticulata. *Trans. Ann. Phil. Soc. N. S.*, vol. V.
96. 1855. H. Jacquart, Mémoire sur les organes de la circulation chez le Serpent Python. *Ann. des Sc. nat.* (4), t. IV, p. 321.
97. 1866, R. Owen, On the anatomy of Vertebrates, vol. 1, *Fishes and Reptiles.*
98. 1858. Milne-Edwards, Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée, t. II.
99. 1856. Rathke, Ueber die Carotiden der Schlangen. *Deukschriften der Wiener Akad.*, Bd. XI.
100. 1827. Schlem, Anatomischer Beschreibung der Blutgefäss-system der Schlangen. *Treviranu's Zeitschrift fur Physiol.*, Bd III.
101. 1905. B. De Vriese, Sur la signification morphologique des artères cérébrales. *Arch. de biol.*, t XXI.

Mécanisme de la morsure et de l'inoculation du venin.

102. Cuvier. *Anatomie comparée*, t. III, p. 89.
103. 1827. Ant. Dugès, Recherches anatomiques et physiologiques sur la déglutition dans les Reptiles. *Ann. des Sc. nat.*, t. XII, pp. 337-395, pl. 46, fig. 11, 14, 16.
104. 1852. Alf. Dugès, Note sur le redressement des crochets chez les Thanatophides. *Ann. des Sc. nat. Zool.*, t. XVII, p. 55 (les figures sont empruntées à Duvernoy).
105. Duméril et Bibron. *Erpétologie générale*, t. VI, p. 133.
106. 1781. F. Fontana, Traité sur le venin de la Vipère, sur les poisons américains, etc., 2 vol. in-4°.
107. 1894. P. Jourdain, Quelques observations à propos du venin des Serpents. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXVIII.
108. 1900. L. Kathariner, Die Mekanik der Bisses der Solenoglyphen giftschlangen. *Biol. Centralbl.*, vol. XX, p. 45.
109. 1781. Van Lier, Traité des Serpents et des Vipères qu'on trouve dans le pays de Drenthe, auquel on a ajouté quelques remarques et quelques particularités relatives à ces Serpents et à d'autres, p.84, in-4°. Amsterdam.
110. 1727. Ranby, On the teeth of the Rattlesnake and experiments on the action of the venom upon animals. *Eng. Phil. Trans. abrd.* VII, p. 416.
111. 1675. F. Redi, Observationes de Viperis scriptae literis ad gener. domi-

num Laurentium Magalotti, in-18, Amsterdam. *Misc. Med. Ac. nat. Cur.*, t. I, 305.

112. N. Rosen, Ueber die Kaumuskeln der Schlangen und ihre Bedeutung bei der Entleerung der Giftdrüse. *Zool. Anz.*, t. XXVIII, pp. 1-76.

113. 1818. Th. Smith, Structure of the Fang. *Engl. Phil. Trans. at large*, CVIII, p. 471, pl. xxii.

114. 1855. Soubeiran, De la Vipère, de son venin, de sa morsure. Paris, pp. 56-60.

115. 1874. E.-V. Teutleben, Ueber Kaumuskeln und Kaumechanism bei den Wirbelthieren. *Arch. Naturgesch. Ig.* 40, vol. I.

116. 1683. Tyson, Anatomy of the Crotalus, etc. *Engl. Phil. Trans. abrd.* II, p. 797.

117. 1888. L. Vaillant, Préhension des aliments et déglutition chez les Ophidiens. *Mém. de la Soc. Philom. à l'occasion du centenaire de sa fondation*, p. 44.

118. 1861-1862. Weir-Mitchell. Researches upon the venom of the rattlesnake. *Smith. Inst.*, vol. XII, pp. 8-10.

VARIATIONS EXPÉRIMENTALES

EN

FONCTION DU RÉGIME ALIMENTAIRE

Par A. MAGNAN

Il y a un siècle, le grand naturaliste LAMARCK pensait que les animaux subissent des modifications sous l'influence des causes naturelles. Selon lui, c'est l'usage qu'ils ont fait de leurs organes qui a modelé leurs diverses formes.

Depuis, quelques biologistes, non sans avoir des contradicteurs nombreux, ont tenté de démontrer que tout le milieu ambiant exerce une action sur les êtres vivants et, depuis l'origine, les façonne suivant des lois, la plupart encore inconnues. Ce sont ces modifications qui sont la cause des variations qui sont, les unes durables, les autres passagères.

Mais les facteurs susceptibles d'agir sur les animaux sont nombreux et leur importance est diverse. Un des plus réels est le régime alimentaire.

Il ne faut pas oublier, en effet, que c'est l'adaptation aux régimes qui a donné naissance aux diverses conditions de l'existence. Pour les Mammifères, les uns sont devenus arboricoles, afin de pouvoir rechercher les fruits, les œufs ou les insectes, qui devaient former le fond de leur nourriture.

D'autres, herbivores, sont devenus coureurs, pour se défendre contre les attaques des carnivores.

D'autres enfin, piscivores, se sont adaptés à la vie aquatique et ont subi, de ce fait, l'action d'un nouveau facteur, l'*eau*, qui a modelé leur corps à l'image de celui des Poissons.

De plus, le régime alimentaire est une des causes prépondérantes des variations de l'individu, par suite des modifications d'ordre physico-chimique qu'il apporte. En effet, qu'est-ce qu'un aliment? un complexe de corps bien définis, albumi-

noïdes, sucres, graisses... Il est logique de penser qu'un changement de régime, faisant prédominer tel ou tel corps chimique, aura un retentissement considérable sur l'organisme.

Or, si nos recherches antérieures semblent avoir démontré que le régime alimentaire est le grand facteur de la variation organique, des expériences précises étaient indispensables pour établir le fait. Après avoir procédé à des investigations massives, pour fixer sommairement les rapports essentiels, il fallait imaginer l'expérience, pour mettre en lumière les rapports entre l'action de l'aliment et la réaction organique. Nous avons préalablement pesé, mesuré, pour dégrossir le sujet ; il fallait ensuite, par des recherches méthodiques, prouver le mécanisme suivant lequel agissent les régimes.

Nous pensons y avoir réussi ; mais, avant d'exposer le résultat de nos expériences, nous voulons donner un aperçu aussi exact que complet de la question des régimes alimentaires et de leur influence sur les organes des êtres vivants. De nombreux auteurs, avant nous, avaient essayé de percer le mystère des variations organiques, avaient tenté de les reproduire dans le laboratoire. Il n'est que juste de rendre hommage à leurs efforts.

RECHERCHES SUR L'INTESTIN

En 1770, Buffon [9] constatait que les Oiseaux qui se nourrissent de chair ont l'intestin court et de petits cæcums. Par contre, les Oiseaux granivores présentent un intestin plus étendu. Il attribue ces différences à l'action du régime.

Home [25] de son côté voit un rapport étroit entre la facilité qu'a l'animal à trouver sa nourriture et la longueur de son intestin. Si les aliments sont abondants, l'intestin reste court ; au cas contraire, il s'allonge afin de permettre aux sucs digestifs de mieux agir.

Cuvier [13.14], Tiedemann [90], Meckel [72] montrent comme Buffon que les Oiseaux carnivores ont l'intestin le plus court, tandis que les Oiseaux qui se nourrissent de plantes possèdent le plus long ; entre les deux se placent les insectivores, ce qui est inexact.

Chez les Oiseaux, avance CUSTOR [12] le gros intestin est nettement plus petit chez les espèces à régime végétarien que chez les carnivores, où il dépasse l'intestin grêle en développement. Nous avons déjà signalé qu'avec un petit nombre d'Oiseaux bien choisis, on peut démontrer tout ce qu'on veut.

GADOW [17.18] classe les Oiseaux, en prenant pour base l'étude de l'intestin, de la façon suivante :

1) *Insectivores purs et Frugivores.* Intestin très court, assez large : cæcums manquant.

2) *Granivores et Insectivores.* Intestin court ; cæcums rudimentaires.

3) *Carnivores.* Intestin de longueur et de largeur moyenne, alors sans cæcums, ou court, peu large, avec de longs cæcums.

4) *Piscivores et mangeurs de charognes.* Intestin long et étroit ou court et large sans cæcums.

5) *Granivores purs.* Intestin long et étroit sans cæcums.

6) *Végétariens purs.* Intestin long et large ; grands cæcums.

Ces indications sont, dans le détail, la plupart du temps inexactes.

A d'autres résultats parvient CUSTOR [12] en étudiant la surface de l'intestin qu'il calcule par la mensuration de l'intestin ouvert et étalé, tandis que BRANTS [8] l'obtient en remplissant d'huile l'intestin et en déduisant la surface du poids d'huile employé.

	Poids du corps.	Surface intestinale.	Rapport de la surface intestinale au poids du corps.
	gr.	cq.	
1. *Columba domestica*	132	136	2,23
2. *Anas boschas*	303	677,7	1,95
3. *Anser domesticus*	4.061	2.520	1,61
4. *Larus ridibundus*	254	175	1.45
5. *Psittacus erythacus*	244	193	1,26
6. *Corvus corone*	461	442	1,04
7. *Gallus domesticus*	560	564,4	0,99
8. *Turdus merula*	108,3	118,9	0,91
9. *Falco tinnunculus*	446	471,6	0,94
10. *Strix aluco*	465	491,0	0,94
11. *Gallinago scolopacinus*	113	127,7	0,88

Les résultats de CUSTOR que nous donnons dans le tableau ci-dessus ne sont pas très démonstratifs, car la surface de

l'intestin est comparée au poids du corps et naturellement ici encore les artifices mathématiques jouent leur rôle.

Brants [8] voit un rapport entre l'intestin et la puissance du vol des Oiseaux. Chez ceux qui volent vite les différences dans la longueur de l'intestin sont minimes. Quand la puissance diminue, il y a des variations qui vont de 1 à 8 fois la longueur du corps.

La grande critique à apporter à ces travaux est le peu de précision de leurs données. Les différences qui peuvent exister entre les résultats viennent la plupart du temps de ce que l'observation semble n'avoir porté que dans chaque régime sur un seul individu plus ou moins bien défini.

La longueur de l'intestin a de tout temps intéressé les zoologistes. Comme la longueur absolue ne présente pas d'intérêt en soi, par suite des différences de taille que l'on constate chez les animaux, on a généralement rapporté cette longueur, dans son étude chez les Mammifères, à celle du corps prise de l'extrémité du museau à l'anus. Cette méthode est souvent encore appliquée, mais elle peut prêter à la critique si l'on étudie la longueur de l'intestin chez une Girafe ou un Hippopotame, par exemple. Les différences de longueur que l'on constate pour le cou viennent certainement fausser les résultats. Il est préférable d'opérer comme je l'ai fait pour les Oiseaux, c'est-à-dire de prendre comme longueur du corps celle fournie par la formule $l = K\sqrt[3]{P}$, P étant exprimé en grammes. On peut aussi se servir de la longueur de l'animal de la première vertèbre dorsale à la naissance de la queue, ce qui peut aussi prêter à la critique, certains Mammifères étant allongés, comme la Belette, d'autres ramassés, comme le Hérisson. C'est ce qu'ont fait Cuvier, Sappey, pour l'homme particulièrement. Ils comparaient la longueur de l'intestin à une dimension donnée, par exemple celle allant du vertex au coccyx.

Crampe [11] prétendait qu'il était primordial d'opérer sur un nombre très étendu d'animaux par espèce, parce qu'en mesurant quarante-six *Leuciscus rutilus*, la moyenne de la longueur relative d'intestin ne lui avait été donnée que par 13 p. 100 des individus seulement. Revilliod [80] est de cet avis et reproche à Cuvier de ne pas dire s'il étudie un individu par espèce ou plu-

sieurs dans chaque espèce. CRAMPE a évidemment raison quand il avance qu'il faut de nombreux individus pour avoir la moyenne de l'espèce *Leuciscus*. Mais il est facile de se rendre compte, par contre, que si l'on compare un insectivore, comme je l'ai fait pour les Oiseaux, à un omnicarnivore, la différence trouvée pour la longueur relative d'intestin restera la même que si l'on opère sur 100 individus de chaque espèce. On peut constater par mes chiffres que l'intestin relatif varie chez les insectivores de 4,03 à 9,15 et chez les omnicarnivores, de 22,09 à 10,89. La plus grande longueur relative des insectivores est donc inférieure à la plus petite longueur d'intestin des omnicarnivores. Si l'on compare, comme je l'ai fait, vingt Hirondelles et vingt Lagopèdes, la différence obtenue dans la longueur d'intestin est sensiblement la même qu'entre n'importe quel insectivore et granivore, à moins que l'on ne s'adresse aux individus qui font passage à l'un ou l'autre de ces régimes. Aussi, si CUVIER, qui n'a étudié qu'un Chat sauvage, en avait disséqué de nombreux individus, il aurait trouvé les mêmes différences que celle qu'il indique entre cet animal et les Chats domestiques.

L'intestin a été mesuré par les divers auteurs, tantôt détaché du mésentère et étalé hors de la cavité abdominale, tantôt, comme TANERETZKY [89], en place dans la cavité abdominale, au moyen d'une ficelle appliquée sur la paroi de l'intestin du côté opposé au mésentère. Ce rigorisme n'a d'intérêt que si les intestins sont sensiblement de même longueur. L'inhabileté de l'expérimentateur, quand les différences dans la longueur d'intestin sont de l'ordre de celles que l'on constate entre granivores et insectivores, n'est plus alors que de faible importance.

Quelques auteurs, opérant sur des animaux de taille identique, ont utilisé la longueur absolue de l'intestin. Ce procédé est valable. Je ne reparlerai pas de la méthode de NOÉ [75] qui comparait la longueur de l'intestin au poids du corps. Comme il reste au dénominateur une longueur de l'animal, les rapports n'étant pas homogènes, on conçoit, qu'en comparant un Cheval à une Souris, on trouve des rapports invraisemblables.

Nous avons effectué des recherches personnelles très nombreuses sur l'intestin des Oiseaux, après avoir déterminé avec

soin leur contenu intestinal, afin de connaître exactement le régime.

Afin de pas tomber dans l'erreur qui consiste à établir des rapports entre des grandeurs d'ordre différent, j'ai comparé :

1° La longueur de l'intestin à la longueur du corps obtenue par la formule $l = \sqrt[3]{P}$, P étant exprimé en grammes et représentant le poids du corps.

2° La surface de l'intestin à la surface du corps calculée par la formule $S = 7{,}35 \sqrt[3]{P^2}$. (On peut employer aussi $S = \sqrt[3]{P^2}$).

Dans ces conditions la question de la taille se trouve éliminée.

J'ai étudié 425 oiseaux répartis en 160 espèces [32.36.41]; le régime les groupe de la façon suivante :

	Poids total moyen. gr.	Rapport de la longueur de l'intestin à la longueur du corps.	Rapport de la surface de l'intestin à la surface du corps.
Insectivores indigènes.....	32,50	6,22	2,00
Carnivores et insectivores...	374,60	7,95	1,50
Omnivores (Corvidés).....	214,70	9,93	2,90
Testacivores.....	204,70	10,05	2,20
Granivores et insectivores...	39,60	10,66	3,50
Carnivores.....	1.382,40	10,70	1,50
Frugivores.....	152,30	11,50	3,30
Piscivores.....	896,60	11,80	2,50
Granivores.....	506	12,40	3,20
Omnicarnivores (grands Échassiers).....	1.702,30	15,80	1,60
Omnivores (Palmipèdes).....	566	16,70	3
Herbivores (Cygne, Oie).....	6.989	17	3,60

En examinant les chiffres de la première colonne, on constate que les Oiseaux possédant une alimentation animale ont la plus petite longueur d'intestin et que les végétariens ou herbivores présentent le plus grand développement intestinal.

Mais deux remarques s'imposent :

1° Les Oiseaux comme les grands Échassiers qui sont omnicarnivores échappent à la règle ; ils ont beaucoup d'intestin.

2° Les granivores et les carnivores sont assez voisins ; la différence que présente la longueur de leur intestin est assez minime.

Ce paradoxe n'est qu'apparent : si l'on confronte les rapports de la surface de l'intestin à la surface du corps, on voit les

grands Échassiers reprendre leur place parmi les carnivores, alors que les granivores s'en écartent, puisque ces derniers, avec une longueur d'intestin sensiblement égale, ont une surface d'absorption double.

*
* *

Nous allons passer en revue les études, d'ailleurs peu nombreuses, que les auteurs ont effectuées sur les Mammifères.

Cuvier [13.14] voit « une action du canal intestinal sur les substances alimentaires ». Cette action aurait d'autant plus d'effet qu'elle dure davantage et qu'elle s'exerce sur une plus grande surface.

Il remarque que les Mammifères ont le plus d'intestin et voit une décroissance des Mammifères aux Poissons.

Le reproche que l'on peut lui faire est qu'il ne donne jamais le poids de l'animal en expérience.

Il conclut que la longueur de l'intestin varie et qu'elle est cependant en rapport, *toutes choses égales*, avec le genre de nourriture. On la trouve *en général* plus grande dans les animaux qui se nourrissent de substances végétales que dans les Carnassiers. Dans ceux qui sont omnivores, elle tient une sorte de milieu. Il constate que, chez les Marsupiaux aussi, la longueur de l'intestin varie avec le régime. Quand son raisonnement se trouve en défaut, il essaie de tourner la difficulté, parlant de l'estomac qu'il pense suppléer au peu de longueur du canal intestinal ou au manque de cæcum, comme chez les Édentés. Il semble que ses théories soient contredites par le groupe des Cétacés ordinaires, chez lesquels se trouve un canal intestinal passablement long, réuni à un estomac compliqué.

Cuvier a abordé la question de la surface intestinale sans chercher à l'évaluer. Il remarque que lorsque la longueur du canal intestinal s'écarte beaucoup, dans un animal, de celle observée dans les animaux voisins dont le genre de vie est à peu près le même, le diamètre de ce canal augmente ou diminue souvent d'une manière inverse et détruit en partie l'effet produit par une semblable augmentation ou diminution dans la longueur. Ainsi, pour la Taupe, il remarque que le diamètre est relativement petit par rapport à la longueur de l'intestin.

En somme, Cuvier, qui a pressenti la grande influence du régime alimentaire, n'a pas su lui donner tout son développement ni le détailler, parce que les mesures n'étaient en général pas de lui et que ses tableaux sont faits par l'assemblage des résultats épars communiqués isolément par d'autres auteurs parmi lesquels il convient de citer :

Home, qui a étudié le Rhinocéros et le Dugong de la mer des Indes ;

Meckel, dont les recherches ont porté sur les Singes, Magot, Mandrill, Atèles et sur le Narval ;

Duvernoy, qui a disséqué des Singes, Oryctérope, Mangouste de Java, Zorille, Agouti, quelques Marsupiaux et Édentés ;

Daubenton, qui a mesuré quelques Rongeurs : Rat, Loir, Porc-épic ;

Pallas, avec ses recherches sur les Glouton, Zibeline, Spalax, Antilope Saïga ;

Enfin Thienemann, Lobstein, Hunter, Steller, qui ont étudié quelques Phoques, Otaries et Balénoptères.

Milne-Edwards [73] voit aussi l'action du régime alimentaire prépondérante sur l'intestin. Il fait remarquer que cependant, chez certains Vertébrés ayant même régime, le tube digestif varie dans de grandes proportions. Ainsi l'intestin de la Lamproie est plus court que le corps ; celui des Poissons carnassiers présente plusieurs courbures, tandis que celui des reptiles carnassiers est deux ou trois fois plus long que le corps et celui des Mammifères carnassiers trois à cinq fois plus long. Cela prouve, à notre avis, que l'on ne peut comparer un Poisson à un Mammifère et que l'emploi de la longueur réelle du corps n'a de valeur que si l'on étudie des animaux d'une même classe.

Crampe [11], s'appuyant sur quelques observations isolées faites sur des Chats, estime que l'action de la nourriture sur le canal alimentaire est due à la forme de celle-ci plutôt qu'à sa composition chimique.

Gegenbaur [20], quoique sobre dans ses descriptions du tube digestif chez les Mammifères, dit que le développement du cæcum est lié à l'alimentation. Il est court et peut manquer totalement chez les carnivores, tandis que son volume devient considérable chez les herbivores.

Landois [27], après Cuvier, a montré que les animaux domestiques avaient plus d'intestin que les mêmes espèces à l'état sauvage, par suite d'un régime plus omnivore. Il trouve pour le Loup un rapport intestinal de 4, et de 5 à 6 pour le Chien.

Lucksch-Czernowitz [28] a trouvé que l'intestin des paysans de la Bukovine, qui se nourrissent de farine, légumes, était plus long par suite de cette nourriture végétarienne.

Nous avons déjà montré l'influence prépondérante de l'alimentation sur le tube digestif des Oiseaux [36]. Il était indispensable d'établir avec ces recherches de comparaison et de voir quelle généralité comportaient les rapports qui nous étaient apparus avec évidence. Aussi nous avons poursuivi dans la classe des Mammifères, avec des matériaux aussi abondants que ceux utilisés pour les Oiseaux, une étude parallèle à celle qui avait fait l'objet du précédent travail.

Nous avons disséqué 280 Mammifères indigènes répartis en 30 espèces.

C'est le nombre qui m'a été accessible après deux années de recherches ; nous compléterons d'ailleurs ultérieurement par l'examen des espèces plus rares et de quelques espèces exotiques.

Ces animaux ont été tués à la chasse, sauf le Mouton et le Cheval. L'intestin, retiré de la cavité abdominale, a été étalé et mesuré en centimètres. Les longueurs ainsi obtenues ont été rapportées à la longueur du corps prise du museau à l'anus et exprimée en centimètres et à la longueur du corps calculée par la formule $l = \sqrt[3]{P}$, P étant exprimé en grammes. Cette dernière longueur ne donne de résultats comparables que si la forme et la densité des animaux est la même, ce qui est exact approximativement.

Voici les résultats obtenus suivant les différents régimes [46.69] :

	Poids moyen. gr.	Rapport de la longueur de l'intestin à la longueur réelle du corps.	Rapport de la longueur de l'intestin à la longueur $l = \sqrt[3]{P}$.
Insectivores.....	7,20	2,5	6,3
Carnivores.....	546,70	3,7	14,1
Piscivores...	5.760	4,6	17,5

Omnivores	102,90	6,8	22,6
Frugivores	759,60	7,1	23,7
Granivores	190,60	8,7	26,0
Omnicarnivores	192,00	8,6	29,6
Herbivores	4.7344,70	15,1	54,2

Il est à remarquer tout d'abord qu'on obtient le même classement en employant les deux longueurs du corps.

Ce sont les groupes qui se nourrissent d'animaux qui ont le moins d'intestin et les végétariens qui en possèdent le plus : entre les deux se placent les omnivores. En approfondissant, on voit que les insectivores ont le moins de longueur intestinale et que les omnicarnivores en ont beaucoup. Or ce dernier groupe est composé d'espèces appartenant à l'ordre des Insectivores ; ils se nourrissent de petits Rongeurs, Vers de terre, assez fréquemment de Batraciens et Serpents, rarement d'Insectes. Ils mangent en somme un peu toute sorte de chair.

Or il est à signaler que les Oiseaux nous ont donné un classement identique avec les insectivores en bas de l'échelle et les herbivores en haut [69.36]. Le Tableau suivant fera mieux saisir la ressemblance :

Mammifères.	Rapport de la longueur d'intestin à la longueur du corps $l = K\sqrt[3]{P}$.	Oiseaux.	Rapport de la longueur d'intestin à la longueur du corps $l = K\sqrt[3]{P}$.
Insectivores	6,3	Insectivores	6,30
Carnivores	14,10	Omnivores (corbeaux)	10,20
Piscivores	17,50	Carnivores	10,50
Omnivores	22,60	Frugivores	11,50
Frugivores	23,70	Piscivores	12,40
Granivores	26,00	Granivores	12,80
Omnicarnivores	29,60	Omnicarnivores (grands Échassiers)	15,50
Herbivores	54,20	Herbivores (Oie, Cygne)	16,70

Le classement est le même et le phénomène présente donc une généralité qui nous montre que le régime alimentaire est bien le gros facteur de l'évolution du tube digestif.

Nous avons étudié de même la surface intestinale, que nous avons calculée par le procédé que nous avons indiqué antérieurement [36.41].

Les surfaces ainsi obtenues ont été rapportées à la surface

du corps calculée par la formule $S = \sqrt[3]{P^2}$, P étant exprimé en grammes. Voici les résultats, suivant les différents régimes :

	Poids moyen. gr.	Rapport de la surface de l'intestin à la surface du corps $S = \sqrt[3]{P^2}$.
Insectivores	7,20	2,2
Carnivores	546,70	3,5
Piscivores	5.760	3,9
Omnivores	102,90	4,5
Omnicarnivores	192	4,9
Frugivores	759,60	5,6
Granivores	168,70	5,6
Herbivores	47.344,70	6,2

Il ressort immédiatement de l'examen de ce Tableau que ce sont les groupes qui se nourrissent d'animaux qui ont le moins de surface intestinale et les végétariens qui en offrent le plus. Il n'y a ici aucune exception. Les omnicarnivores qui se trouvent avoir une grande longueur d'intestin possèdent une petite surface intestinale qui les classe avec les autres espèces à régime carné [47].

Nous avons déjà effectué les mêmes recherches sur les Oiseaux [41]. Le Tableau suivant permettra mieux de faire les comparaisons :

Mammifères.	Surface relative d'intestin (surface du corps $S = \sqrt[3]{P^2}$).	Oiseaux.	Surface relative d'intestin (surface du corps $S = \sqrt[3]{P^2}$).
Insectivores	2,2	Omnicarnivores	1,1
Carnivores	3,5	Carnivores	1,2
Piscivores	3,9	Insectivores	1,7
Omnivores	4,5	Piscivores	1,8
Omnicarnivores	4,9	Omnivores	2,1
Frugivores	5,6	Frugivores	2,3
Granivores	5,6	Herbivores	2,3
Herbivores	6,2	Granivores	2,4

Le classement ressort encore identique dans les deux classes de Vertébrés, ce qui vient confirmer le bien-fondé de nos recherches.

Nous avons omis à dessein l'étude des replis de la muqueuse (villosités, etc.). Nous estimons qu'il intervient là un nouvel élément auquel nous consacrons nos recherches présentes.

RECHERCHES SUR LES CÆCUMS

Gesner, en 1585 semble-t-il, est le premier qui ait signalé les cæcums, mais comme beaucoup de ses successeurs, ses observations sont souvent peu précises.

Buffon [9] croit à un rapport entre les cæcums et la taille de l'animal, les grands Oiseaux devant avoir de grands cæcums et les petits de courts, et cela est manifestement erroné.

Macartney [29] fait une étude assez approfondie du troisième cæcum chez le Courlis et l'Oie: cæcum dont il voit l'origine dans le canal vitellin.

Home [25], commence à faire des recherches organométriques. Les cæcums seraient d'après lui le résultat de l'abondance ou du manque de nourriture. Quand il y a profusion, les cæcums sont courts ; en cas de disette, ils s'allongent pour permettre au contenu intestinal d'y pénétrer et d'y subir plus longtemps l'action des sucs digestifs.

Tiedemann et Gmelin tentent l'examen histologique et chimique des cæcums.

Cuvier [13.14] leur refuse tout rôle quel qu'il soit et montre qu'ils sont situés près du cloaque quand ils sont petits et assez loin quand ils sont développés ; c'est en somme la loi de concordance que nous avons trouvée entre la longueur du cæcum et celle du gros intestin.

Carus [10] attribue les grands cæcums à l'alimentation végétale et les cæcums courts à l'alimentation carnée, ce qui est une approximation juste, mais par trop incomplète.

Meckel [72] apporte de la précision à ces sortes de recherches. Il voit dans les grands cæcums une suppléance à la brièveté de l'intestin et confirme les travaux de Macartney sur le troisième cæcum qui n'est, d'après lui, que le conduit vitellin persistant chez les Oiseaux d'eau et de marais.

Eberth [16] reprend l'étude histologique des cæcums et y définit les follicules et les glandes closes.

Owen [78], fait remarquer que les Rapaces diurnes ont de petits cæcums, tandis que les Rapaces nocturnes en possèdent de longs, ce qui serait chez ces derniers la conséquence d'une digestion difficile.

D'après GEGENBAUR [20] les Oiseaux ont généralement des cæcums pairs, qui ne manquent que dans quelques genres. Tantôt ce sont de petites papilles, tantôt de longs tubes.

GADOW [17.18] leur accorde une certaine utilité quand ils sont longs et leur refuse toute fonction quand ils sont courts.

OPPEL [76.77] admet une corrélation entre le développement des cæcums et la nourriture végétale.

MAUMUS [70] a étudié la morphologie des cæcums dans les différents ordres d'Oiseaux. Il prétend qu'un Oiseau ne succombe pas à l'ablation de ses cæcums et que les sucs de ceux-ci hydrolysent l'amidon, intervertissent le saccharose et digèrent les albuminoïdes. Il affirme que chez un Oiseau granivore soumis au régime carné le saccharose n'est plus interverti, ni l'amidon hydrolysé. Ces recherches seraient certainement à vérifier d'une façon générale et à poursuivre.

MAUMUS signale un troisième cæcum chez les Palmipèdes, les Échassiers, et donne quelques mesures à ce sujet. Il n'en a jamais trouvé trace chez les autres ordres.

Tous les auteurs ont donné des cæcums des descriptions souvent très différentes.

MAUMUS admet que tous les Grimpeurs sont en somme dépourvus de cæcums. OWEN cependant en signale deux très réduits chez le Pic-vert. Je n'en ai pas trouvé dans ce groupe. sauf chez le Coucou (*Cuculus canorus* L.) où ils mesurent 40 millimètres et 32 millimètres.

Par contre, SIEBOLD et STANNIUS [87] déclarent que dans cette espèce ils sont courts; CUVIER et MECKEL, qu'ils sont longs. MAUMUS en cite un exemplaire dont l'intestin avait 28 centimètres et les cæcums 35 et 45 millimètres de long.

Pour les Rapaces, les auteurs s'accordent à admettre que les Rapaces diurnes ont des cæcums courts et les Rapaces nocturnes de longs. Cependant CUVIER affirme que l'Épervier en est dépourvu, tandis qu'HOME en prive le Vautour. Nous avons vu d'ailleurs que les Rapaces diurnes n'en présentent pas tous.

MAUMUS donne pour quelques Rapaces nocturnes les dimensions suivantes :

	Centimètres.
Grand-duc	10
Hulotte	9
Effraie	6

Maumus signale les Passereaux comme possédant les plus petits cæcums. S'il en a vu de 9 millimètres, comme chez le grand Corbeau, il cite le Bouvreuil comme n'en ayant que de 1 millimètre de long. Siebold et Stannius mentionnent l'Hirondelle comme dépourvue de cæcum ; Cuvier prétend que l'Alouette n'en possède pas.

D'après Maumus, les Colombins ont en général des cæcums courts, mesurant par exemple 2 millimètres de long chez le Pigeon sauvage, ou n'existant pas, comme chez le Pigeon nicobar. Par contre, il montre les Gallinacés comme toujours pourvus de longs cæcums et leur assigne 55 centimètres chez le Coq de bruyère, 9 centimètres chez la Caille, 16 centimètres chez la Perdrix.

Maumus dit que les Échassiers ne possèdent souvent qu'un seul cæcum. Ses descriptions, d'ailleurs rares, sont pour ce groupe toujours conformes à la vérité, sauf pour le Marabout, chez lequel je n'ai pas vu d'étranglement.

Chez les Palmipèdes, Owen avait signalé le Grèbe comme ne possédant qu'un cæcum, Tiedemann et Carus avaient agi de même pour le Plongeon et le Harle. Nous en avons trouvé toujours deux chez ces Oiseaux. Cependant je mentionnerai un individu de *Gelochelidon anglica* Mont. qui n'en présentait qu'un, au contraire des autres sujets de cette espèce qui en possèdent toujours d'eux.

Maumus divise les Palmipèdes en deux groupes :

1) Les Palmipèdes terrestres à grands cæcums.

2) Les Palmipèdes marins à petits cæcums.

Il donne ensuite quelques données un peu lâches sur divers types de cette famille.

	Longueur des cæcums	Longueur de l'intestin
	mm.	cm.
Mouette à pieds rouges	6	54
Albatros	8	»
Harle	25	140
Pingouin	15 et 20	89
Grand Guillemot	15	91
Canard de Barbarie	13	190
Canard sauvage	12	147
Oie	18	200
Cygne	25	240

Le même auteur décrit les cæcums de quelques Coureurs qui, d'après lui, mesurent respectivement 15 centimètres chez le Casoar austral, 60 centimètres chez l'Autruche.

Ses descriptions sont presque constamment concordantes avec les nôtres. Nous avons cependant regretté de ne jamais trouver le poids des Oiseaux qu'il a étudiés.

L'étude très approfondie des cæcums que nous avons faite [39] nous a amené à classer les Oiseaux en trois groupes :

1) Ceux qui n'ont pas de cæcums;

2) Ceux qui n'ont qu'un cæcum;

3) Ceux qui ont deux cæcums.

Le troisième groupe peut encore admettre des subdivisions fondées sur des caractères secondaires de morphologie externe. On distingue les Oiseaux à cæcums courts et les Oiseaux à cæcums longs. Quelquefois ces appendices sont si petits qu'ils sont à peine perceptibles. Quand ils sont très longs, il faut, pour les distinguer et les séparer, dérouler avec soin l'intestin.

Nous aurions pu suivre une telle méthode de classification, mais elle offrirait peu d'intérêt en soi. Elle nous conduirait à former des groupes d'Oiseaux hétérogènes. Par contre, si l'on étudie les cæcums des Oiseaux en tenant compte de la classification que nous avons obtenue par l'étude du régime, on arrive au résultat que, dans un même régime, les individus possèdent presque sans exception la même forme de cæcums.

L'ensemble de l'étude que nous en avons faite nous montre qu'effectivement à chaque régime correspond en gros une forme déterminée de cæcums. Nous pouvons résumer ces résultats dans le Tableau suivant :

1) *Oiseaux sans cæcums :*
Frugivores.

2) *Oiseaux à un seul cæcum :*
Omnicarnivores.

3) *Oiseaux à deux cæcums courts :*
Carnivores (parfois nuls).
Piscivores —
Insectivores —
Omnivores (corbeaux).
Granivores insectivores.

4) *Oiseaux a deux cæcums longs :*
Testacivores.

Carnivores insectivores.
Omnivores (canards).
Granivores (parfois nuls).
Herbivores (cygne, oie).

Nous avons aussi pesé les cæcums. Quand ces organes sont brefs, il suffit de les détacher de l'intestin et de les peser tels quels. Longs, il faut les débarrasser des matières qui les gorgent. A cet effet, on les ouvre, les lave et, après les avoir séchés, on les pèse. Nous résumons dans le Tableau suivant les résultats obtenus en étudiant les cæcums, après avoir ramené leur poids au kilo d'animal, dans neuf espèces composées de vingt individus chacune [36].

On voit de suite que les chiffres de ce Tableau concordent avec ceux que nous avons trouvés en comparant la longueur des cæcums à la longueur du corps.

	Rapport de la longueur des cæcums à la longueur du corps $l = \sqrt[3]{P}$.	Poids des cæcums par kilo.
Crécerelle	0,07	0,05
Mouette	0,22	0,20
Hirondelle	0,26	0,20
Grive	0,32	0,30
Courlis	0,59	0,60
Cul-blanc	1,90	1,50
Vanneau	2,00	1,10
Sarcelle	2,60	1.20
Lagopède	14,70	12,50

Les enseignements de ce Tableau sont tels que nous les prévoyions vu les variations considérables des longueurs des cæcums.

Nous avons étudié les rapports de la longueur du gros intestin et de la longueur des cæcums à la longueur du corps chez plus de 400 Oiseaux. Nous résumons dans le Tableau suivant les résultats obtenus en effectuant les moyennes de ces rapports suivant les différents régimes [34].

Désignation des régimes.	Poids moyens des individus.	Rapport de la longueur du gros intestin à la longueur du corps $l = \sqrt[3]{P}$.	Rapport de la longueur des cæcums à la longueur du corps.
	gr.		
Omnivores (Canards)	2.207,20	0,73	3,20
Carnivores	1.722,30	0,29	0.06

Omnicarnivores	1.702,50	0,44	0,10
Piscivores	806,80	0,51	0,27
Granivores	513,40	1,06	5,30
Carnivores insectivores	374,80	0,59	2
Testacivores	269,70	0,67	1,90
Omnivores (Corbeaux)	214,70	0,20	0,28
Frugivores	152,30	0	0
Insectivores	38,20	0,40	0,25
Granivores insectivores	33,10	0,38	0,17

Les cæcums et le gros intestin présentent donc des variations identiques suivant les diverses régimes.

Faut-il penser que les régimes granivore et herbivore surchargent le tube digestif en matériaux inutiles qui mécaniquement distendent le gros intestin et allongent les cæcums, tandis que le régime carné, laissant peu de déchets, n'a par suite aucune action sur l'intestin et les cæcums qui s'atrophient ?

A moins que la brièveté du gros intestin et des cæcums ne soit la conséquence du régime toxique qui provoque l'évacuation immédiate des résidus de la digestion, tandis que l'innocuité du régime végétarien favoriserait la stase et par suite l'allongement du gros intestin. La stase intestinale donnant lieu à des fermentations, les cæcums se développeraient en vue de neutraliser les toxines engendrées.

*
* *

Cuvier [13.14] a donné une description assez exacte du cæcum des Mammifères. Il montre que l'appendice vermiforme n'existe chez les Singes que chez l'Orang et le Gibbon. Le cæcum est généralement très court. Les Makis ont un cæcum plus long que les Singes.

Chez les carnivores plantigrades, Ours, Raton, Blaireau, il n'a pas trouvé de cæcum. Les autres carnivores digitigrades ont un cæcum petit, en forme de doigt, comme la Civette, la Zibette, la Genette.

Il montre que, chez les Rongeurs, le plus ou moins grand développement du cæcum, qui ne manque que dans le seul genre des Loirs, est en rapport avec la nourriture. Les Rongeurs qui se nourrissent d'herbes, tels que les Lièvres, paraissent avoir le cæcum le plus long et le plus grand. Parmi ceux qui se nourrissent de graines, les Campagnols, Hamsters, Lemmings, qui sont très voraces, ont aussi un grand cæcum,

Nous avons montré l'influence du régime alimentaire sur la morphologie et la longueur du cæcum chez les Oiseaux [36]. Nous avons entrepris les mêmes recherches sur les Mammifères [48.69]. Nous résumons, dans le Tableau suivant, les observations que nous avons faites, suivant les différents régimes dans les deux classes de Vertébrés, sur la morphologie de l'appendice cæcal :

Oiseaux.	Mammifères.
Animaux sans cæcum :	
Frugivores.	Frugivores.
Animaux sans cæcum ou à cæcum réduit :	
Omnicarnivores.	Omnicarnivores.
Carnivores.	Carnivores.
Piscivores.	Piscivores.
Insectivores.	Insectivores.
Animaux à cæcum court ou réduit :	
Omnivores (Corbeaux).	Omnivores.
Animaux à long cæcum :	
Granivores.	Granivores.
Herbivores.	Herbivores.

Le classementest identique. Je ferai remarquer que les Mammifères ne possèdent en général qu'un seul cæcum, alors que les Oiseaux en ont presque toujours deux. Les cæcums courts des Oiseaux sont, d'après les recherches histologiques et chimiques que j'ai entreprises, des organes atrophiés riches en tissu lymphoïde et dont le rôle a probablement cessé d'être.

Nous avons mesuré la longueur du cæcum, chez les différents Mammifères que nous avons disséqués. Nous donnons ici, en comparaison avec les Oiseaux, les chiffres obtenus, suivant les différents régimes, en rapportant la longueur du cæcum à la longueur du corps $l = \sqrt[3]{P}$.

Oiseaux.	Poids. moyen.	Longueur relative du cæcum.	Mammifères.	Poids moyen.	Longueur relative du cæcum.
Frugivores.....	152,3	0	Frugivores.....	759,6	0
Carnivores.....	1.722,3	0,06	Carnivores.....	546,7	0,29 ou 0
Omnicarnivores.	1.702,5	0,10	Omnicarnivores.	192	0
Insectivores	38,2	0,25	Insectivores.....	7,2	0
Piscivores	806,8	0,27	Piscivores	5.760	0
Omnivores (Corbeaux).....	214,7	0,28	Omnivores	102,9	1,10
Herbivores.....	2.207,2	3,20	Herbivores.....	47.344,7	2,80
Granivores.....	513,4	5,30	Granivores.....	190,6	2,80

Il y a là encore une analogie qui frappe. Les régimes herbivore et granivore développent le ou les cæcums. Ils nous paraissent jouer dans ce cas un rôle antitoxique contre les fermentations qui se forment chez ces animaux par suite de la stase intestinale. Par contre, chez les espèces qui se nourrissent de chair quelle qu'elle soit, le cæcum s'atrophie ou disparaît complètement, son action cessant d'être nécessaire dans ce cas.

Nous avons aussi signalé pour les Oiseaux une loi intéressante, montrant que l'action du régime alimentaire était la même sur le cæcum et le gros intestin [34]. Ces deux organes varient dans le même sens. Chez les Mammifères nous trouvons le même résultat, comme l'indique le Tableau suivant :

	Longueur relative			Longueur relative	
Oiseaux.	du cæcum.	du gros intestin.	Mammifères.	du cæcum.	du gros intestin.
Frugivores.....	0	non visible	Frugivores.....	0	non visible
Carnivores.....	0.06	0.29	Carnivores.....	0 ou 0,29	Id. (ou 1,4).
Insectivores.....	0,25	0,40	Insectivores	0	Id.
Omnicarnivores.	0,10	0,44	Omnicarnivores.	0	Id.
Piscivores	0,27	0,51	Piscivores.....	0	Id.
Omnivores (Corbéaux).....	0,28	0,30	Omnivores.....	1,10	4,50
Herbivores	3,20	0,73	Herbivores	2,80	7,7
Granivores.....	5,30	1,06	Granivores	2,80	12,2

L'influence du régime alimentaire sur le tube digestif nous apparaît donc de plus en plus prépondérante et de plus en plus générale, au fur et à mesure que nous pénétrons plus avant dans nos recherches.

RECHERCHES SUR L'ESTOMAC

Le ventricule succenturié et le gésier des Oiseaux ont davantage attiré l'attention des auteurs.

Gadow [18.19] divise, d'après la morphologie de ces organes, les Oiseaux en six groupes.

1) *Insectivores purs et Frugivores.* — Le jabot manque. Ventricule fort ; gésier faiblement musculeux.

2) *Granivores et Insectivores.* — Jabot manque en général. Ventricule et gésier forts.

3) *Carnivores.* — Il existe une sorte de poche-jabot. Le ventricule a une grande action chimique.

4) *Piscivores et mangeurs de charognes.* — La plupart du temps sans vrai jabot, avec ventricule et gésiers très grands, très fortement absorbants, très faiblement musculeux.

5) *Granivores purs.* — Jabot grand et fort. Ventricule fortement mécanique.

6) *Végétariens.* — Quand ils mêlent à leur régime des grains, ils ont un vrai jabot et un gésier très fort.

Gadow conclut de ses observations qu'il n'existe aucun rapport entre le régime et le volume du ventricule.

Tiedemann [90] avait déjà observé que les Oiseaux qui ont un gros ventricule n'ont pas de jabot, ce qui n'est pas toujours exact.

Comme toujours, les observations, qui sont la plupart du temps consciencieuses, manquent de valeur par le peu de précision qu'y apportent les auteurs.

Nous avons de notre côté effectué de nombreuses recherches sur l'estomac des Oiseaux. Voici les chiffres que nous avons publiés [35.36].

Désignation des régimes.	Poids moyen des individus. gr.	Poids du ventricule par kilog. d'animal.	Poids du gésier par kilog. d'animal.
Omnivores (Canards)	2.207,30	3,56	31,50
Carnivores	1.722,30	3,50	6,10
Omnicarnivores	1.702,50	5,40	6,40
Piscivores	806,80	4,60	15,90
Granivores	513,40	3,10	29,10
Carnivores insectivores	374,80	3,80	17,10
Testacivores	269,70	3,70	25,30
Omnivores (Corbeaux)	214,70	2,90	31,60
Frugivores	152,30	4,90	17,50
Insectivores	38,20	3,50	32,70
Granivores insectivores	33,10	5,90	22,10

On se rend compte de suite que quelques groupes formés par les piscivores, les frugivores, les granivores insectivores possèdent un poids de ventricule presque double de celui des autres. L'accroissement de leur ventricule est d'ordre purement mécanique ; il vient de ce que ces Oiseaux se nourrissent de proies volumineuses et intactes, telles que des poissons, dont l'ingestion distend le ventricule et développe sa tunique musculaire. Par contre les Oiseaux dont le gésier est très pesant se

nourrissent de graines, d'insectes, de crustacés, aliments dont la structure nécessite une trituration énergique pour permettre la pénétration des diastases.

Nous avons poursuivi nos recherches biométriques sur l'estomac des 280 Mammifères que nous avons déjà étudiés pour la longueur de l'intestin [50.69]. Chaque estomac, débarrassé des matières alimentaires, était pesé ; les poids ainsi obtenus étaient rapportés au kilogramme d'animal.

Voici les résultats suivant les différents régimes alimentaires que l'on rencontre chez ces animaux :

Régimes.	Poids total moyen. gr.	Estomac par kilogr.
Insectivores	7,20	5,8
Piscivores	5.760	7,4
Carnivores	546,70	7,5
Omnivores	102,90	7,5
Frugivores	708,80	7,8
Omnicarnivores	187,60	9,2
Granivores	174,20	9,3
Herbivores	47.344,70	14,6

Il ressort de ce Tableau que ce sont les insectivores qui ont l'estomac le moins pesant. Les herbivores en possèdent la plus grande quantité. A côté de ceux-ci se placent les granivores et les omnicarnivores. Or, c'est de cette façon que se classent justement les Mammifères quand on étudie la longueur de l'intestin [46.69], comme le montre le Tableau suivant :

Régimes.	Rapport de la longueur de l'intestin à la longueur du corps.
Insectivores	2,5
Carnivores	3,7
Piscivores	4,6
Omnivores	6,8
Frugivores	7,1
Omnicarnivores	8,6
Granivores	8,7
Herbivores	15,1

Les deux classements sont identiques. Cela vient à l'appui de l'hypothèse que nous avons émise, à savoir que c'est la quantité et la qualité de l'aliment qui distendent le tube digestif tout entier. Les végétaux agissent mécaniquement par leur poids, par les résidus qu'ils laissent; les omnicarnivores occupent une place

à part, et leur cas appelle de nouvelles expérimentations afin d'expliquer la position élevée qu'ils occupent dans le classement.

RECHERCHES SUR LE FOIE

Peu d'auteurs ont fait avant nous des recherches d'ensemble sur la variation en poids des organes. Il n'y a guère à citer que Richet et Maurel.

Richet [82], le premier, a pu, grâce à de nombreuses observations personnelles, et en utilisant les chiffres recueillis par d'autres savants sur des espèces isolées, réunir des documents qu'il a résumés dans le Tableau suivant :

	Poids.	FOIE par kilogr.	FOIE par unité de surface.
	— gr.	— gr.	— gr.
Souris	6	51	0,85
Rat	260	51	2,90
Cobaye	460	41	2,83
Lapin	1.430	42	4,20
Chat	2.670	32,5	4
Chien	16.000	28	6,70
Homme	41.000	34,8	10,35
Mouton	72.000	15,2	5,65
Porc	110.000	14,7	6,30
Bœuf	525.000	13,1	9,40

Richet conclut :

1° Dans les différentes espèces de Mammifères, la proportion du foie varie à la fois par l'unité du poids et l'unité de surface ;

2° D'une manière générale, la proportion du foie est d'autant plus grande par rapport à la surface que l'animal est plus gros, et d'autant plus grande par rapport au poids que l'animal est plus petit.

Maurel [71], de son côté, a repris les recherches de Richet sur quatre espèces domestiques de Mammifères et deux Oiseaux. Ce rapprochement ne nous semble pas logique, car nous estimons que les différences qui séparent ces deux classes de Vertébrés n'autorisent pas à les fondre dans un ensemble homogène. Il a résumé dans le Tableau suivant ses dernières recherches.

	Poids moyen.	Foie par kilogr.	Poids moyen.	Foie par unité de surface (dmq.).
	—	—	—	—
		gr.		gr.
Cobaye...	de 600 à 900 gr.	37,30	de 800 à 900 gr.	4,28
Lapin.....	au-dessus de 1.800 gr.	38,07	au-dessus de 1.400 gr.	6,77
Hérisson..	— 500 —	55	750 gr.	6,46
Poulet....	— 1.100 —	28,80	au-dessus de 1.100 gr.	3,90
Pigeon....	— 400 —	31	— 400 —	3,44
Chien	de 30 à 40 kilogr.	21,90	de 30 à 40 kilogr.	9,87
—	de 40 kilogr.	20,90	de 40 kilogr.	9,72

Maurel conclut :

1° Pour la même espèce animale, quand elle présente des différences de volume dépendant des variétés, la quantité de foie par kilogramme d'animal est d'autant plus grande que l'animal est plus petit ;

2° La proportion de foie par kilogramme varie avec la nature de l'alimentation, les carnivores ayant plus de foie que les granivores.

Bien d'autres auteurs ont donné des chiffres relatifs aux organes des Mammifères. Ces chiffres sont intéressants, mais il n'y a pas lieu pour nous d'établir de comparaison, car le plus souvent les auteurs ne se sont attachés qu'à l'étude d'une seule espèce.

De Lariboisière [81] a poursuivi des recherches très étendues sur le foie des Oiseaux. Voici les chiffres qu'il a publiés :

	Poids moyen.	Poids de foie par kilogr.
	—	—
Carnivores.....	1.886,60	17,50
Carnivores et piscivores.....	1.707,40	20,10
Granivores.....	613,10	20,50
Frugivores.....	152,30	22,20
Omnivores (Palmipèdes).....	2.371,90	26,70
Carnivores et insectivores.....	383,80	27,10
Omnivores (Corvidés).....	214,70	29,10
Granivores et insectivores....	28,70	30
Insectivores indigènes.....	34,20	34,90
Piscivores et insectivores.....	255,60	34,90
Insectivores exotiques.....	22,20	35,40
Piscivores.....	833,60	35,70

Il conclut que c'est à l'alimentation piscivore ou insectivore qu'appartient la plus grande quantité de foie et à l'alimentation granivore ou carnivore qu'appartient la plus petite quantité de foie.

Nous avons eu l'occasion de reprendre ces investigations sur 110 Oiseaux. Nous voulions rechercher quelle était la cause des différences de poids observées. Comme nous avons déjà montré que chez une même espèce le poids du foie variait d'une façon assez notable suivant que l'animal était tué par saignée ou d'une façon brusque [38], nous avons opéré d'abord sur des individus tués au fusil. Le foie a été pesé de suite. Les poids ainsi obtenus ont été rapportés au kilogramme d'animal. Nous avons considéré, pour avoir une première idée du sujet, la moyenne de la quantité de foie par kilogramme suivant les différents ordres d'Oiseaux.

Nous remarquerons ici que chacun de ces ordres est formé d'individus à même régime. Cela reviendra donc à étudier le poids du foie en fonction du régime alimentaire.

ORDRES.	RÉGIMES.	POIDS moyen.	POIDS relatif de foie.
		gr.	gr.
Grands Échassiers.....	Omnicarnivores	1.377,60	21,9
Gallinacés, Colombins.	Granivores.....	358,50	22,8
Passereaux.....	Baccivores	50,70	23,2
Rapaces diurnes.....	Carnivores.....	338,70	23,4
Rapaces nocturnes.....	Carnivores-insectivores.	274,40	29,0
Passereaux.....	Insectivores.....	52,30	34,4
Petits Échassiers.....	Testacivores.....	401,00	38,8
Palmipèdes marins....	Piscivores.....	345,30	48,4

Nous pouvons conclure que ce sont les Oiseaux qui se nourrissent de viande et de végétaux qui ont le moins de foie. Ils en ont tous sensiblement la même quantité.

Par contre, les Oiseaux qui se nourrissent de poissons, mollusques, insectes, ont le plus de foie.

Les piscivores en ont presque le double des carnivores et des granivores. Les Rapaces nocturnes, qui se nourrissent de viande et d'insectes, se placent entre les carnivores et les insectivores [42].

A quoi est due cette différence de poids relatif? On peut envisager deux causes : l'une peut être attribuée à la variation de la teneur du foie en glycogène, l'autre à une plus ou moins grande hypertrophie du tissu hépatique.

La seconde explication me semble préférable.

Nous avons en effet montré [38] qu'en faisant jeûner, dans les différents régimes, quelques sujets de même espèce, on obtient le même classement que celui auquel nous a amené l'étude des mêmes individus vivant à l'état de nature. Il faut par conséquent voir dans l'hypertrophie du foie le résultat d'une réaction de cet organe consécutive à un surcroît de travail et à une intoxication alimentaire.

Mais les Oiseaux que nous avons étudiés ont été tués dans la nature. Leur foie était donc plein de sang. On pourrait nous objecter que les différences de poids sont dues aux quantités de sang retenues.

Nous avons voulu étendre nos recherches à ce sujet. Nous avons opéré sur 58 Oiseaux répartis en 58 espèces. Chaque Oiseau a été tué par section des carotides. Le foie extrait a été lavé, pesé, et le poids ainsi obtenu a été rapporté au kilogramme d'animal. Voici les résultats suivant les divers régimes [57]. Nous avons ajouté les herbivores, que nous n'avions pu étudier la première fois.

ORDRES.	RÉGIMES.	POIDS moyen total.	POIDS relatif du foie après saignée.
		gr.	gr.
Oie, Cygne	Herbivores	5.206,00	13,9
Grands Echassiers	Omnicarnivores	2.158,20	15,7
Rapaces diurnes	Carnivores	1.862,00	16,7
Gallinacés, Colombins	Granivores	298,40	17,5
Canards	Omnivores	548,20	22,5
Rapaces nocturnes	Carnivores-insectivores	716,70	23,9
Palmipèdes marins	Piscivores	822,20	26,2
Petits Echassiers	Testacivores	227,80	27,7
Passereaux	Insectivores	23,20	34,1

On est frappé de prime abord par l'identité de classement qui existe entre les Oiseaux tués dans la nature et ceux morts après saignée. Ici encore les granivores et les carnivores ont sensiblement la même quantité de foie ; les piscivores en ont davantage. Les insectivores en possèdent le plus. Le régime est donc bien la cause des variations du foie, variations qui portent sur le parenchyme hépatique lui-même.

Mais les différences qui séparent quelques groupes ont changé. Ainsi les Canards ont moins de foie que les Rapaces nocturnes. Les piscivores et les petits Échassiers, chez lesquels cet organe est développé au maximum lorsqu'ils sont tués brusquement, montrent après saignée un foie plus petit que les insectivores.

Il nous sera facile d'en donner l'explication. Le sang retenu dans l'organe par la mort brusque est la cause de ces résultats.

Nous avons montré que si l'on étudie la quantité totale de sang chez les Oiseaux [53], on constate deux groupes : l'un formé des Oiseaux terrestres, l'autre constitué par les Oiseaux marins ou fluviatiles. Ces derniers ont en moyenne de 60 à 80 grammes de sang par kilogramme, alors que les autres n'en possèdent que de 30 à 50 grammes.

Ce sont justement les Oiseaux riches en tissu sanguin, les Oiseaux marins ou fluviatiles, dont le poids relatif du foie modifie légèrement le classement après la saignée. Chez ces derniers une plus grande partie du poids du foie est constituée par du sang après la mort brusque, par suite de la plus grande quantité totale qui en existe dans le système vasculaire.

Le foie a un rôle très complexe, longuement étudié par les physiologistes. Il reçoit par la veine porte une grande partie des produits de l'intestin, les transforme, neutralise les toxines, les ptomaïnes, il fabrique l'urée, le glycogène, la bile, etc.

Il est donc vraisemblable que le principal facteur de sa variation de poids est le régime alimentaire.

Nous avons repris ces études pour le foie des Mammifères [56].

Il nous faut tout d'abord considérer le groupement en régimes que l'observation nous a donné. Nous résumons dans le Tableau suivant les résultats obtenus.

	Poids total moyen.	Poids du foie par kilogr.
	—	—
	gr.	gr.
Herbivores	19.937,60	26,3
Piscivores	5.760	29,5
Carnivores	546,70	36,8
Insectivores	7,30	38,8
Granivores	184,10	39,4
Omnicarnivores	192	39,6

Frugivores	684,50	44,2
Omnivores	97,40	53,4

L'examen de ce Tableau pourrait, à première vue, nous amener à conclure avec RICHET que ce sont les gros individus qui ont le moins de foie et les petits qui en ont le plus.

Nous ferons remarquer que les carnivores ne possèdent pas plus de foie que les granivores, contrairement à ce que MAUREL avait avancé. L'idée que MAUREL a énoncée est basée sur ce fait que le Hérisson a beaucoup de foie. Or le Hérisson n'est pas un carnivore pur. Les auteurs classiques le considèrent comme insectivore. Nous avons montré qu'il se nourrissait de toute sorte d'animaux, rarement d'insectes [49].

Nous avons aussi examiné la valeur d'une loi biologique qui est encore très en faveur : « le rapport du poids du foie, glande à qui revient un rôle dans la thermogenèse, à la surface du corps, lieu de la déperdition calorique, varie dans le même sens que le poids du corps ». Il nous faut donc rapporter le poids du foie à la surface du corps : $S = \sqrt[3]{P^2}$, P étant exprimé en grammes. Voici les résultats obtenus suivant les différents régimes :

	Poids total moyen. — gr.	Foie par unité de surface du corps. — gr.
Piscivores	5.760	0,52
Herbivores	19.937,60	0,37
Carnivores	546,70	0,22
Frugivores	684,50	0,19
Omnivores	97,40	0,19
Omnicarnivores	192	0,18
Granivores	184,10	0,16
Insectivores	7,30	0,06

Ces résultats sont opposés à ceux que nous venons de donner pour le poids relatif du foie, et auraient avec la thermogenèse le rapport inverse de ce qui est logique, les gros animaux ayant généralement le plus de foie et les petits le moins [62]. Nous ajouterons que cette loi n'a aucune signification.

Irons-nous jusqu'à nier cette relation du foie avec la surface du corps? Non, puisque nous l'avons aperçue en étudiant le poids relatif du foie, mais elle ne peut être démontrée par la comparaison de ces rapports non homogènes. On doit évidemment ne comparer entre elles que des dimensions homo-

logues et pour cela comparer une longueur à une longueur, un poids à un poids. En effet :

$$\frac{\text{Poids du foie}}{\text{Surface du corps}} = \frac{Kl^3}{K'l^2} = \frac{Kl}{K'}$$

Il reste au numérateur une dimension de l'animal et c'est la seule cause du rapport apparent que nous venons d'énoncer entre la surface du corps et le poids du foie. Cette loi serait universelle, puisque avec n'importe quel organe on constaterait la même relation.

Il est admis que c'est la surface du corps qui détermine la quantité de chaleur rayonnée. Cette constatation vient détruire d'elle-même la loi du rapport du foie à la surface, puisque dans ce cas les gros individus, qui ont proportionnellement le moins de surface, ont le plus de foie. Tandis que si l'on considère le poids relatif du foie, on constate qu'au contraire les petits animaux semblent en avoir la plus grande quantité, ce qui correspond à la dépense calorique plus intense par suite de leur plus grande surface corporelle.

RECHERCHES SUR LES REINS

Comme pour le foie, De Lariboisière [81] a effectué des pesées sur les reins. Voici les résultats auxquels il est arrivé.

	Poids moyens.	Reins par kg.
Omnivores (Palpimèdes)	2.371,90	8,20
Carnivores	1.886,60	6,10
Carnivores et piscivores	1.707,40	7,07
Piscivores	833,60	12,90
Granivores	613,10	7,20
Carnivores et insectivores	383.80	9,46
Piscivores et insectivores	255,60	12,20
Omnivores (Corvidés)	214,70	9,57
Frugivores	152,30	8,20
Insectivores (indigènes)	34,20	12,80
Granivores et insectivores	28,70	10,09
Insectivores (exotiques)	22,20	11,50

Nous avons étudié le poids relatif des reins chez les Oiseaux, c'est-à-dire le poids de ces viscères par kilogramme d'animal [43]. Ces organes, dont la morphologie est sensiblement la même, diffèrent beaucoup de volume. Nous résumons dans

le Tableau suivant les résultats obtenus en faisant les moyennes de ces poids relatifs suivant les différents régimes.

ORDRES.	RÉGIMES.	POIDS moyen.	POIDS DE REIN relatif.
		gr.	gr.
Grands Échassiers....	Omnicarnivores.....	1.377,60	7,6
Gallinacés, Colombins.	Granivores.....	358,50	7,7
Rapaces diurnes.....	Carnivores.....	338,70	8,3
Rapaces nocturnes...	Carnivores-insectivores.	274,40	9,8
Passereaux.....	Insectivores.....	52,30	11,0
Petits Échassiers.....	Testicavores.....	401,00	12,4
Palmipèdes marins...	Piscivores.....	345,30	14,1

Ces recherches ont porté sur les Oiseaux dont nous nous étions servi pour l'étude du foie.

Nous remarquerons de suite que le classement est identique à celui obtenu pour ce dernier organe. Les carnivores et les granivores sont en bas de l'échelle et les piscivores occupent la place supérieure.

Ce résultat semble prouver que ces deux organes réagissent à une même cause : la toxicité du régime alimentaire. Ces réactions se traduisent par des différences de poids.

De Lariboisière était arrivé, de son côté, au même résultat.

Noé conclut de ses recherches que le poids des reins est beaucoup plus élevé chez le carnivore ; voici les résultats que donne Noé pour d'autres espèces animales [75] :

	Poids moyens.	Reins par kilogramme.
	gr.	gr.
Souris blanche.....	15,50	17,40
Rat blanc.....	187,50	12,65
Cobaye.....	554	10,55
Lapin.....	2.111	6,51
Chat.....	2.505	10.20
Chien.....	5.345	5.20

Noé en conclut que si l'on classe ces animaux par ordre de taille on s'aperçoit que la proportion des reins est plus forte chez l'animal de petite taille. De plus il en déduit qu'elle est

plus élevée chez le carnivore que chez l'herbivore *en comparant des animaux de même taille.*

Mais Noé ne fait pas remarquer la concordance de ses dires avec ce qu'avaient avancé pour le foie Richet et Maurel. Il ne fait à ce sujet aucune comparaison.

Nous avons, par l'étude du rapport du rein au corps chez les Mammifères, obtenu les résultats suivants : le foie et le rein sont deux organes liés l'un à l'autre. Il y a donc lieu de penser que si le régime agit sur le poids du premier, il doit agir aussi sur le poids du second [63.68].

Examinons le classement que l'on obtient en étudiant le poids du rein suivant les différents régimes.

	Poids total moyen.	Reins par kilo.
	—	—
	gr.	gr.
Herbivores	19.937,60	6,3
Piscivores	5.760	6,5
Omnicarnivores	192	8,7
Granivores	184,10	10,7
Carnivores	546,70	10,8
Insectivores	7,40	11,6
Frugivores	684,50	12,3
Omnivores	97,40	12.9

Nous trouvons ici une répartition de nos Mammifères qui met encore les herbivores en bas et les omnivores en haut de l'échelle avec un classement qui s'identifie avec celui du foie, sauf les déclassements entre les groupes moyens, déclassements insignifiants, car les quantités relatives de foie et de rein sont à peu près les mêmes dans les groupes en question.

RECHERCHES SUR LE CŒUR ET LES POUMONS

De Lariboisière, qui a pesé des cœurs et des poumons de nombreux Oiseaux donne les chiffres suivants [81] :

	Poids moyens.	Cœur p. kg.	Poumons p. kg.
	—	—	—
Omnivores (Palmipèdes)	2.371,90	9,70	8,75
Carnivores	1.886,60	7,90	6,60
Carnivores et piscivores	1.707,40	8,60	8,30
Piscivores	833,60	11,30	12
Granivores	613,10	7,17	7,50
Carnivores et insectivores	383,80	9,42	8,58

Piscivores et insectivores.....	255,60	12,30	13,09
Omnivores (Corvidés).....	214,70	10	10,73
Frugivores.....	152,30	10	9,50
Insectivores (indigènes).....	34,20	13,20	12,70
Granivores et insectivores.....	28,70	11,40	10,40
Insectivores (exotiques).....	22,20	12,90	11,40

De ce tableau il tire les conclusions suivantes :

1° La taille n'intervient pas, à coup sûr; ce ne sont pas les gros Oiseaux qui ont le moins de cœur et de poumons et les petits le plus;

2° Le régime intervient.

Strohl [88], de son côté, a constaté que les chiffres qu'il a trouvés chez les Lagopèdes varient suivant l'altitude.

Les chiffres ainsi obtenus montrent d'abord nettement une augmentation de la masse totale du cœur chez l'espèce habitant les hautes Alpes. En effet le poids relatif du cœur est *en moyenne* de 11,08 pour 1000 dans la plaine, 16,30 pour 1000 dans les hautes Alpes. Il y aurait donc chez le Lagopède alpin par rapport au Lagopède des plaines une *hypertrophie fonctionnelle du cœur*.

Nous avons étudié le cœur des Oiseaux [55]. Nous estimons que le cœur s'hypertrophie plus ou moins suivant plusieurs facteurs parmi lesquels l'effort musculaire nous paraît être dominant. Or, chez les Oiseaux, le grand effort musculaire est celui des pectoraux; il doit, par conséquent, imprimer sa variation sur celle du cœur.

Nous avons pesé les muscles pectoraux de 200 Oiseaux répartis en 75 espèces et tués dans la nature. Nous avons de même pesé le cœur privé complètement de sang. Les chiffres trouvés ont été rapportés au kilogramme d'animal afin d'avoir des résultats comparables. Voici les moyennes obtenues suivant les différents groupes :

	Poids total. gr.	Muscles pectoraux par kilogr.	Cœur par kilogr.
Rapaces nocturnes.....	255,70	105,2	7,3
Rapaces diurnes.....	422	118,3	8,5
Palmipèdes marins.....	913,70	134,7	9,8
Corvidés.....	253,60	135,4	10,3
Passereaux.....	44,3	182,6	12,5
Canards.....	729,4	195,4	12
Petits Échassiers.....	274,5	230,6	14,9
Gallinacés et Colombins....	502,1	263,7	13,4

Il ressort de l'examen de ce Tableau que le poids du cœur est directement en rapport avec le poids des muscles pectoraux. Les Rapaces, les piscivores, les Corvidés, qui ont de petits muscles, ont un petit cœur. Les Gallinacés, les Canards, les Passereaux, qui ont de puissants muscles pectoraux, ont un cœur très hypertrophié.

Autrement dit, les planeurs, qui possèdent une grande surface portante, n'ont pas besoin, pour se soutenir dans l'air, de produire d'efforts sensibles. Leurs muscles pectoraux sont peu développés et ne leur permettent que des battements rares et peu fréquents. Dans ces conditions, l'effort étant petit, le cœur reste petit.

Par contre, les rameurs, que leur petite surface alaire n'autorise pas à se soutenir dans l'air, sont obligés pour se maintenir d'avoir recours au vol ramé. Ils battent des ailes d'une façon plus ou moins rapide et fournissent un effort musculaire violent. Les muscles pectoraux sont alors très puissants, l'effort pouvant être de longue durée, Aussi, leur cœur est-il très développé.

Grober [21] avait entrevu ce résultat lorsqu'il avait remarqué que le poids relatif du cœur était plus grand chez le Canard sauvage que chez le Canard domestique qui ne vole pas.

Nous ajouterons les chiffres suivant obtenus avec les Oiseaux qui ne volent plus ou rarement [61].

Espèces.	Poids total.	Poids du cœur.	Poids du cœur par kilogr.
	gr.	gr.	gr.
Tinamou (*Rynchotus rufescens* Temm.)...	250	1,68	6,7
Gélinotte (*Tetrastes bonasia* L.).....	340	2.08	6,1
Faisan (*Phasianus colchicus* L.).....	1.300	5,46	4,2
Coq de bruyère (*Tetrao urogallus* L,).....	3.100	23,90	7,7
Râle de genêts (*Crex pratensis* Bechst)...	197	1,54	7,8
Grèbe (*Podiceps cristatus* L.).....	772	9,00	11,6
Foulque (*Fulica atra* L.).....	430	4,48	10,4
Poule d'eau (*Gallinula chloropus* L.).....	297	0,96	6,6
Macareux (*Fratercula arctica* L.).....	310	3,26	10,3
Puffin (*Puffinus Anglorum* Briss.).....	300	3,00	10,0
Macreuse (*Œdemia fusca* L.).....	1.578	14,20	9,0
Marabout (*Leptoptilus crumeniferus* Less.).	6.000	37,80	6,3
Pingouin du Cap (*Spheniscus demersus* L.).	3.100	20,15	6,5
Sarcelle d'été (*Querquedula circia* L.).....	370	2,04	5,5
Nandou (*Rhea americana* L.).....	13.300	146,30	11,0

Les planeurs, comme les Rapaces nocturnes, qui ont un

petit cœur par suite du peu d'efforts qu'ils effectuent pendant le vol, en possèdent 7,3 par kilogramme. Par contre, chez les rameurs, qui battent violemment des ailes, le poids relatif moyen du cœur atteint 13 grammes. Nous constatons que chez tous les Oiseaux que nous avons étudiés dans le tableau ci-dessus, le cœur est très petit. Or tous ces invidus ont perdu en grande partie l'habitude de voler. Ils se sont adaptés les uns à la vie terrestre, comme le Tinamou, le Râle de genêts, ou la vie aquatique, comme le Macareux ou la Sarcelle d'élevage dont nous parlons. Ces genres de vie ne nécessitant pas d'efforts musculaires intenses, le cœur reste peu volumineux. Le Nandou, cependant, possède 11 grammes de cœur par kilogramme, probablement parce qu'il est un Oiseau coureur.

Toutes ces constatations viennent à l'appui des lois biologiques que nous avions mises en évidence et qui montrent l'influence réelle de certains facteurs, comme l'effort musculaire, sur le poids du cœur.

Passons à l'étude du cœur des Mammifères.

Maurel et Lagriffe [75] indiquent pour le Hérisson 11gr,38 par kilogramme pour un poids moyen de 528gr,40, résultat double de celui indiqué par Noé.

Chez le Lapin, d'après plusieurs auteurs, il y a comme moyenne de leurs diverses données 5gr,70 par kilogramme pour un poids moyen de 1 612 grammes.

De Bœhtlingk [4] indique pour le Chat 3gr,81 pour 1 kilogramme de poids brut. Noé [75] donne les chiffres suivants plus ou moins concordants avec les précédents :

	Poids moyens.	Cœur par kilogr.
	—	—
	gr.	gr.
Rat blanc	187,50	5,45
Lapin	1.782	2,54
Chat	2.505	3,70

Noé conclut que toutes ces données ne sont pas suffisantes et il pense que le cœur est en relation avec d'autres facteurs (la masse musculaire peut-être).

Nous venons de voir que les auteurs qui ont étudié les variations du poids du cœur ont donné des chiffres très discordants.

Le cœur est-il un organe en relation avec le régime alimentaire ? Nous ne le croyons pas. Il est surtout sous la dépendance d'autres facteurs, l'effort musculaire, comme nous venons de le voir, ou probablement avec le mode de respiration.

Nous avons étudié le cœur des Mammifères classés par régime, ce qui revient à classer nos animaux d'après un genre de vie généralement assez semblable [64.68].

	Poids total moyen.	Poids du cœur par kilogr.
	—	—
	gr.	gr.
Herbivores	19.937,60	4,6
Granivores	184,10	6,3
Omnicarnivores	192	6,8
Frugivores	684,50	6,9
Piscivores	5.760	7,1
Omnivores	97,40	7,3
Carnivores	546,70	9,8
Insectivores	7,20	10,4

Les végétariens ont peu de cœur. Les carnivores en ont beaucoup. Les uns et les autres étant agiles et actifs, il se peut qu'il y ait là un rapport avec les combustions respiratoires dépendantes du régime. A ce sujet il y a peu à dire qui puisse être précis.

D'un autre côté, les herbivores, grâce aux hydrates de carbone de leur alimentation, ont un très grand rendement musculaire qui les a fait utiliser comme bêtes de somme. Leur alimentation fournit de l'énergie qui se dépense à longue échéance.

Les carnivores, par contre, sont peu capables d'un travail prolongé, mais ils sont susceptibles d'un effort musculaire intense dans un temps très court. Aussi il nous semble que justement leur cœur paraît en relation avec cet effort musculaire et non avec la dépense.

Notamment pour les insectivores (Cheiroptères) qui ont le plus de cœur, on peut aussi bien l'attribuer à leur vol qui exige pour leurs muscles pectoraux des efforts considérables.

Pour les poumons, nous avons publié une série de travaux importants sur les Oiseaux.

Nous allons les résumer [59].

Ordres	Poids moyen total.	Poids du cœur par kilogr.	Poids du poumon par kilogr
	—	—	—
	gr.	gr.	gr.
Rapaces nocturnes.....	276,50	8,4	7,2
Rapaces diurnes.....	450,50	8,8	9,4
Grands Échassiers.....	1.503,50	9,1	10,7
Palmipèdes marins.....	740,20	9,3	11,5
Corvidés.....	173,50	10,1	12,0
Canards.....	658,40	12,0	15,7
Gallinacés et Colombins...	821,90	12,4	12,1
Petits Échassiers.....	146,80	13,7	15,0
Passereaux.....	32,80	14,4	12,7

Nous retrouvons ici encore, *pour des individus différents*, un classement identique à celui que nous avons déjà publié pour le poids relatif du cœur.

Si l'on examine en outre le poids des poumons, on se rend compte que d'une façon assez rigoureuse le poumon varie comme le cœur.

L'explication est facile à donner.

Pendant le vol, chez les planeurs, les muscles pectoraux font peu d'efforts, grâce à leur surface alaire suffisante. Ces Oiseaux planent avec un moteur réduit. Le cœur, étant donné le faible travail des muscles, est petit et la respiration se fait normalement. Un développement exagéré des alvéoles pulmonaires n'est pas utile ; le poumon est peu volumineux.

Par contre, chez les rameurs, les muscles effectuent des efforts violents. Leur surface portante étant trop réduite, ils sont obligés de battre des ailes de façon énergique. Le cœur a un travail considérable à effectuer ; il s'hypertrophie. Pendant ce temps, la respiration doit être intense. Le poumon augmente ses dimensions de façon que la quantité de sang à hématoser soit plus considérable dans le même temps. Le poumon est donc plus gros que chez les planeurs. Il grandit en même temps que le cœur, c'est-à-dire qu'il reste lui-même en rapport avec l'effort musculaire à effectuer.

Il y a cependant à faire remarquer que les Oiseaux qui vivent au bord des eaux, Palmipèdes, petits Échassiers, possèdent par kilogramme d'animal un poids de poumon qui semble supérieur à celui que le travail des muscles pectoraux et du cœur paraît nécessiter. Le fait se comprendra plus loin.

Chez les Oiseaux par contre qui ne volent plus, comme le Nandou, et qui sont adaptés sans retour à la vie terrestre, le poumon est petit. Chez les espèces qui ont été élevées en cage, comme le Marabout, la Cigogne..., et qui ont perdu la faculté de voler, la réduction du poids des poumons est frappante et se rapproche de celle que l'on observe chez le Nandou. Enfin les Oiseaux qui vivent le plus souvent à terre et ne possèdent qu'un vol de courte durée offrent des poumons qui ne sont pas plus pesants que ceux des planeurs.

ESPÈCES.	POIDS TOTAL.	POIDS RÉEL des poumons.	POIDS des poumons par kilogr.
	gr.	gr.	gr.
OISEAUX ÉLEVÉS EN CAGE ET AYANT PERDU LA FACULTÉ DE VOLER.			
Marabout (*Leptoptilus crumeniferus* Less.)	6.500	39,00	6,0
Aigrette (*Herodias alba* L.)	1.210	7,65	6,3
Cigogne (*Ciconia alba* Bechst.)	3.570	25,00	7,0
OISEAUX VIVANT A TERRE OU N'AYANT QUE DES VOLS DE PEU DE DURÉE.			
Gélinotte (*Tetrates bonasia* L.)	340	2,05	6,0
Faisan (*Phasianus colchicus* L.)	1.300	7,80	6,0
Coq de bruyère (*Tetrao urogallus* L.)	3.100	27,90	9,0
Râle de Genêts (*Crex pratensis* Bechst.)	197	1,60	8,0
Tinamou (*Rhynchotus rufescens* Temm.)	250	1,65	6,6
Oie (*Anser ferus* Schaeff)	2.410	22,90	9,5
Nandou (*Rhea americana* L.)	13.300	90,45	6,8
OISEAUX AQUATIQUES VOLANT RAREMENT ET EXCELLENTS PLONGEURS.			
Guillemot (*Uria troile* L.)	888	12,45	14,0
Pingouin (*Alca torda* L.)	630	8,30	13,2
Grèbe (*Colymbus septentrionalis* L.)	772	13,30	17,2
Grèbe castagneux (*Podicipes fluviatilis* Tunst.)	160	2,72	17,0
Macareux (*Fratercula arctica* L.);	310	4,87	15,7
Puffin (*Puffinus Anglorum* Briss.)	300	4,20	14,0
Macreuse (*Œdemia fusca* L.)	1.200	19,20	16,0
Harle (*Merganser serrator* L.)	800	14,00	17,5
Foulque (*Fulica atra* L.)	430	4,25	9,9
Poule d'eau (*Gallinula chloropus* L.)	297	3,18	10,7

Chez les espèces, au contraire, qui se sont adaptées à la vie aquatique et qui, la plupart du temps, ne peuvent plus voler, comme les Macareux, le poumon est très volumineux [60].

Il semble plus développé même que chez les vrais rameurs, qui en possèdent en moyenne 15 grammes par kilogramme d'animal. Le grand volume des poumons, dans ce cas, tient à ce que ces Oiseaux sont, comme les Grèbes, d'excellents plongeurs. Le développement du tissu pulmonaire est alors en accord avec celui que nous avons constaté chez les Cétacés [67].

Dans ses études concernant le poumon, Noé [75] a trouvé pour le Hérisson :

Poids moyens.	Poumon par kilogr.
—	—
gr.	gr.
668,30	11,69

Maurel et Lagriffe [75] ont indiqué pour le même animal des poids de 17gr,93 pour un poids moyen de 528gr,40. Pour d'autres espèces animales, Noé a recueilli les données rassemblées dans le tableau suivant :

	Poids moyens.	Poumon par kilogr.
	—	—
	gr.	gr.
Souris blanche	15,50	9,40
Rat blanc	187,50	12,94
Lapin	1.992	6,72
Chat	2.505	7,90
Chien	17.940	7,80

Maurel et Lagriffe donnent pour le Lapin 7gr,57 pour un poids moyen de 1 592 grammes et Baylac 8 grammes pour un poids moyen de 1 891 grammes. Chez le Chat, de Bœthlingk [4] trouve 7gr,31 par kilogramme de poids brut. Noé fait remarquer que, contrairement à ce que l'on aurait pu penser, le poids des poumons ne suit pas la même courbe que le poids du foie qui préside aux échanges chimiques et à la radiation calorique. Il pense qu'il existe plutôt une corrélation avec les organes hématopoiétiques. Il fait remarquer ensuite qu'il n'y a pas grande différence de poumon par kilogramme suivant la différence de taille des animaux, quoique cependant pour la Souris et le Rat il trouve environ 10 grammes et 7 à 8 grammes pour le Lapin et le Chien. Il ajoute de plus qu'il lui semble que le poumon est un peu plus plus élevé chez le carnivore que chez l'herbivore, mais ces différences lui

paraissent si peu appréciables qu'à son avis l'on ne doit pas en tenir compte. Il nous est difficile de comparer ces résultats avec les nôtres, le nombre des animaux étudiés étant trop restreint. Malgré cela, tous les auteurs précédents trouvent pour le Hérisson, insectivore, des nombres compris entre 10 et 17 grammes de poumon par kilogramme, tandis que les herbivores et carnivores n'en ont que 7 grammes environ. Cette constatation, qui concorde avec nos résultats, est intéressante à faire [65.68].

Chez les Mammifères nous avons trouvé les poids suivants de poumons :

	Poids total moyen.	Poids des poumons par kilogr.
	—	—
	gr.	gr.
Herbivores	19.937,60	7,1
Omnivores	99,10	10,8
Granivores	188,70	10,9
Piscivores	5.760	11,2
Frugivores	684,50	11,4
Carnivores	546,70	13,2
Insectivores	7,20	13,5
Omnicarnivores	192	14,2

Le classement ressemble à celui du cœur. Ce fait se comprend, car le fonctionnement du poumon est certainement en partie lié à celui du cœur. Seuls les omnicarnivores se trouvent très décalés. Ils possèdent le plus de poumon : c'est parce qu'ils respirent mal, menant souvent la vie souterraine. Il intervient là un phénomène nouveau.

RECHERCHES SUR LA RATE

Il nous reste à étudier la rate. Résumons dans le tableau suivant les résultats obtenus par nous [66.68].

	Poids total moyen.	Poids de la rate par kilogr.
	—	—
	gr.	gr.
Granivores	177,20	1,4
Herbivores	21.767,10	2,1
Frugivores	709	2,7
Carnivores	546,70	2,8
Piscivores	5.760	3,8
Omnivores	99,20	4,3
Omnicarnivores	195,40	5,6
Insectivores	7,50	6,2

Nous trouvons là une véritable classification ordonnée en raison du régime. Nous constatons que les végétariens possèdent le moins de rate, tandis que les individus à régime carné quel qu'il soit en offrent le plus.

Il y aurait des recherches intéressantes à poursuivre sur le sang des Mammifères. Y a-t-il une relation entre la quantité des globules sanguins et le régime alimentaire ? *A priori*, cela semble possible, puisque la rate est la grande pourvoyeuse de l'organisme en globules rouges.

Richet [82], qui a, comme pour le foie, étudié la variation en poids de la rate, est arrivé aux conclusions suivantes :

1° La rate est très sensiblement, chez les divers Mammifères, proportionnelle au poids du corps, soit en moyenne 2 grammes par kilogramme, avec un maximum chez l'Homme (3gr,8) et un minimum chez le Lapin (0gr,54).

2° Par conséquent le poids de la rate par unité de surface va n augmentant à mesure que le poids de l'animal est plus fort.

Voici les chiffres qu'a utilisés Richet :

		RATE	
	Poids.	par kilogr.	par unité de surface.
	—	—	—
	gr.	gr.	gr.
Souris	6	4,1	0,07
Rat	260	3,15	0,19
Cobaye	460	1,40	0,09
Lapin	1.430	0,54	0,05
Chat	2.670	1,88	0,23
Chien	16.000	2,72	0,62
Homme	41.000	3,80	1,15
Mouton	72.000	1,60	0,60
Porc	110.000	1,30	0,56
Bœuf	525.000	1,70	1,22

Il est aisé de se rendre compte que ces chiffres concordent avec les nôtres et que notre conclusion découle du plus grand nombre d'animaux examinés.

RECHERCHES SUR LE PANCRÉAS

Le pancréas des Oiseaux a été peu étudié par les anatomistes.

Tiedemann [90], dit que le pancréas est plus gros chez les Oiseaux végétariens que chez les carnivores.

Blumenbach trouve de son côté qu'il est plus volumineux chez les Oiseaux de proie.

De notre côté nous avons obtenu les résultats suivants [33.36] :

	Poids total moyen.	Poids du pancréas. par kilogr. d'animal.	Poids du foie par kilogr. d'animal.
	—	—	—
	gr.	gr.	gr.
Carnivores	1.382,40	0,98	17,50
Granivores	506	1,20	20,60
Omnicarnivores	1.707,40	1,44	20,10
Carnivores et insectivores	374,60	2,10	27
Frugivores	152,30	2,20	22,20
Omnivores (palmipèdes),	2.207,20	2,50	27
Granivores et insectivores	39,60	2,80	29
Testacivores	204,70	3,20	35,10
Omnivores (Corvidés)	214,70	3,50	29,10
Piscivores	896,60	4	36,20
Insectivores indigènes	32,50	4,20	36

Ces données nous montrent qu'au régime carné correspond la quantité moindre de pancréas, alors que chez les insectivores et les piscivores, le pancréas atteint son plus grand développement. Les granivores ont un peu plus de pancréas que les carnivores ; par contre les frugivores en ont plus que les granivores. Les Oiseaux à régime mixte occupent une situation intermédiaire. De plus la variation de pancréas suit celle du foie.

RECHERCHES SUR LE SANG

Après de Lariboisière [81], nous avons effectué les recherches suivantes sur la quantité totale de sang chez les oiseaux [53].

ORDRES.	RÉGIMES.	POIDS moyen du corps.	QUANTITÉ totale du sang par kilogr.
		gr.	gr.
Gallinacés, Colombins.	Granivores	198,0	39,0
Rapaces diurnes	Carnivores	468,2	50,0
Passereaux	Granivores-insectivores.	32,8	50,5
Rapaces nocturnes	Carnivores-insectivores.	294,5	58,0
Passereaux	Insectivores	34,0	58,0
Palmipèdes marins	Piscivores	531,8	75,5
Petits Échassiers	Testacivores	156,0	79,0
Canards	Omnivores	585,0	86,1

Maintenant comment peut-on expliquer les différences de poids relatif de sang selon les différents groupes ?

Chacun des groupes étudiés est formé d'individus se nourrissant tous sensiblement de la même façon. Je ne sais jusqu'à quel point on peut rendre le régime alimentaire responsable des différences que nous avons signalées. En tout cas nous devons remarquer que les Oiseaux qui ont le plus de sang vivent aux approches de l'eau, souvent dans les contrées froides, et que beaucoup d'entre eux sont d'excellents plongeurs.

RECHERCHES SUR LA PLUME DES OISEAUX

Le poids du plumage chez les Oiseaux a fait l'objet de peu d'études. Nos recherches ont porté sur 128 individus répartis en 55 espèces d'Oiseaux volateurs [44]. Nous avons laissé de côté à dessein les individus qui ne volent pas, comme les Macareux (*Fratercula arctica* L.), par exemple. Tous les Oiseaux que nous avons considérés ont été tués dans la nature. L'animal était pesé aussitôt après sa mort, plumé, puis repesé. La différence de poids ainsi obtenue indique le poids exact de plumes. Ces divers poids ont été rapportés au kilogramme d'animal. Nous considérerons la moyenne de la quantité relative de plumes suivant les différents ordres d'Oiseaux, pour chacun desquels, d'ailleurs, les individus qui le constituent possèdent le même régime et le même genre de vol.

NOMBRE d'oiseaux.	ORDRES.	RÉGIMES.	POIDS moyen.	QUANTITÉ relative de plumes.
			gr.	gr.
13	Rapaces nocturnes.....	Carnivores-insectivores..	235,8	136,8
19	Palmipèdes marins.....	Piscivores.....	876,7	129,3
10	Rapaces diurnes.....	Carnivores.....	467,7	116,6
13	Corbeaux.....	Omnivores.....	265,9	107,7
8	Passereaux.....	Invectivores-granivores.	51,1	106,1
9	Passereaux.....	Insectivores.....	52,2	100,9
3	Grands Echassiers.....	Omnicarnivores.....	1.517,6	91,7
25	Petits Echassiers.....	Testacivores.....	253,6	86,1
17	Gallinacés, Colombins...	Granivores.....	320,4	77,6
11	Palmipèdes d'eau douce.	Omnivores.....	669,1	71,5

De Lariboisière, qui a fait des recherches à ce sujet et dont

les études ont porté sur tous les Oiseaux indistinctement, a donné des résultats comparables aux nôtres [81]. Il pensait qu'il fallait tenir compte, dans l'interprétation des faits, de l'adaptation au vol, au moins dans ce qu'elle a de massif.

Nos résultats viennent montrer que, d'une façon générale, le classement obtenu, en considérant le poids des plumes, est comparable à celui auquel on arrive en étudiant la surface alaire relative chez les mêmes Oiseaux.

Nous ajouterons qu'il faut voir une relation entre la quantité de plumes et le régime alimentaire. La plume est en effet une excrétion ; elle est formée en grande partie de kératine, substance très riche en azote, qui caractérise par conséquent une excrétion consécutive à l'assimilation des albuminoïdes. Il est donc naturel de penser que cette substance doit exister en plus grande quantité chez les Oiseaux à régime carné que chez les végétariens. C'est ce que l'observation nous démontre.

EXPÉRIMENTATION

De telles données étaient faites pour engager les expérimentateurs à essayer sur un animal à régime connu l'action modificatrice d'un autre régime.

Hunter nourrit un Goéland (*Larus tridactylus*) avec des graines; il constate que la « peau » de l'estomac originairement molle se durcit et prend l'aspect corné des gésiers de granivores.

Edmonstone avait remarqué que la nature modifie elle-même tous les ans, aux îles de Shetland, le gésier de ces Goélands qui se nourrissent en été de légumes et en hiver de poissons.

Ménétrié mentionne les mêmes modifications chez un Effraie (*Strix grallaria*).

Brandes [6.7] s'est violemment élevé contre toutes ces assertions. D'après Milne-Edwards, dit-il, Hunter a obtenu chez un Goéland et un Faucon l'épaississement des muscles du gésier par le régime granivore, Brandes ne croit pas que ces travaux soient de Hunter.

Il dit de même avoir trouvé trace des observations de Edmonstone dans Macgillivray où il est affirmé qu'un gésier

de Goéland (*Larus argentatus*) s'est transformé par le régime en un gésier de Poule.

De même Brandes a trouvé l'observation de Ménétrié dans Brehm qui, au Brésil, fut obligé de nourrir un *Strix grallaria* avec des haricots et vit son gésier devenir comme celui d'un granivore.

Holmgren [23.24], une première fois, avait nourri des Pigeons avec de la fibrine. Il prétendait qu'après six à huit jours de ce régime, le gésier perd de son épaisseur et de sa dureté. Holmgren a ajouté d'ailleurs que cela est peut-être consécutif à l'ingestion de fibrine, nourriture qui fait maigrir.

Une deuxième fois, il a nourri six Pigeons avec de la viande ; il remarque que le bec se courbe. Au bout de deux ans un de ces animaux a montré une section de ses muscles du gésier moindre que celle de ses congénères. Brandes dit que ce résultat est la conséquence d'un accident, car Holmgren n'a jamais rien publié sur les cinq autres sujets en expérience.

Brandes, d'ailleurs, a lui-même fait des expériences sur ce sujet. Il a trouvé qu'un Pigeon nourri de viande pendant sept mois ne présente aucune modification de son gésier. Par contre Delage atteste que sur une Poule ainsi nourrie la section est nettement moindre que chez les granivores.

Weiss [91], de son côté, a nourri deux Canards avec du blé et du maïs et deux autres avec de la viande de cheval. Il constate chez ces derniers un grand développement du ventricule.

Houssay [26] a étudié les modifications organiques qu'il a pu obtenir pendant six générations sur des Poules devenues carnivores. Il a observé que l'intestin diminuait à peine de quelques centimètres, ce qui est insignifiant ; par contre les cæcums, le jabot, le gésier présentaient des réductions relativement considérables.

Schepelmann [86] de son côté a étudié l'action des aliments sur les organes de l'Oie. Il n'a utilisé que six Oiseaux en tout, qu'il a nourris, deux avec une bouillie contenant jusqu'à 87 p. 100 de viande de cheval, deux avec une bouillie de seigle, froment, maïs, et deux avec des graines non broyées. L'expérience a duré huit mois. L'intestin des Oies carnivores s'est, dit Schepelmann, allongé ; son diamètre a augmenté. Celui des Oies

nourries aux grains est resté plus court avec un diamètre plus petit.

Schelpelmann croit que ces résultats sont la conséquence du fait que les Oies carnivores ont continué à absorber beaucoup de nourriture et que c'est cet excès qui a agrandi la surface intestinale.

Pour les Mammifères comme pour les Oiseaux, les biologistes ont appelé l'expérience pour confirmer les hypothèses émises.

Roudkoff [85] nourrit des Chiens issus de 2 familles avec 4 sortes de bouillie :

Viande,

Lait,

Régime mixte,

Végétaux (pain, riz, pommes de terre).

Il en conclut que l'intestin reste plus court chez les carnivores; puis viennent dans l'ordre les mangeurs de lait, d'aliments mixtes et les végétariens. L'estomac est à parois plus épaisses chez les Chiens carnivores et végétariens et minces chez ceux qui se nourrissent de lait, aliment qui ne provoquerait pas de contractions musculaires.

Le reproche que lui fait Revilliod d'utiliser des animaux carnivores digérant mieux les aliments carnés n'est pas fondé, car les Chiens sont omnivores et non carnivores.

Revilliod [80] a étudié l'influence de l'alimentation sur des Rats blancs qu'il a soumis à 3 régimes :

Lait,

Cheval cru ou ébouillanté quand il n'est pas frais,

Légumes, graines, carottes... etc.

Son régime carné est critiquable, car la viande non fraîche constitue probablement un régime à part.

Il constate que la surface et la capacité du tube digestif sont diminués chez les Rats nourris au lait et que ce sont les Rats carnivores qui ont présenté le plus d'intestin.

L'étude bibliographique que nous venons de faire nous montre l'incertitude où flotte encore le sujet, ce qui appellait de nouvelles recherches.

Nous pouvons donc conclure de cette revue bibliographique

que, en ce qui concerne les modifications des organes sous l'influence d'un changement de nourriture, les avis sont partagés et appellent de nombreuses confirmations expérimentales.

Nous ajouterons ici le résumé de recherches que nous avons effectuées sur le Balbuzard et qui ont la valeur d'une expérience [45].

Nous nous sommes procuré en Tunisie un Balbuzard fluviatile (*Pandion haliaetus* Cuv.). Cet Oiseau, que ses caractères morphologiques externes font classer parmi les Rapaces diurnes, se nourrit, comme les Grands Échassiers, et en particulier comme les Hérons, de toutes sortes de proies vivantes, Poissons en grande abondance, Rats d'eau.

Il était intéressant de se rendre compte si ce régime nouveau modifierait les caractères de morphologie interne. Voici les résultats de nos recherches organométriques. Nous mettons à côté les données que nous avons déjà publiées sur les Carnivores et les Grands Échassiers (Hérons) [36].

DÉSIGNATION.		FAUCON GERFAUT (*Hierofalco gyrfalco* L.). Carnivore, Rapace diurne.	BALBUZARD (*Pandion haliaetus* Cuv.), Omnicarnivore, Rapace diurne.	HÉRON BLEU (*Ardea cinerea* L.). Omnicarnivore. Grand Échassier.
		gr.	gr.	gr.
Poids du corps		845,0	1.105,0	1.670,0
Poids relatif	du foie	22,7	18,5	23,6
	des reins	6,6	6,7	7,4
	du cœur	9,5	9,3	8,0
	des poumons	6,6	12,6	10,1
	du pancréas	1,0	0,9	1,7
	du ventricule succenturié	2,5	4,3	5,7
	du gésier	4,5	2,2	4,1
Longueur relative	de l'intestin	11,4	23,4	21,6
	des deux cæcums.	0,0	0,1	0,1
Surface relative	de l'intestin	1,4	1,3	2,0
	du ventricule succenturié	9,3	14,4	13,3

On se rend compte de suite que le Balbuzard offre des rapports biométriques analogues à ceux du Héron pour tous les organes que le changement de régime intéresse. Alors que les Carnivores ont un intestin assez court, le Balbuzard, comme le Héron, possède un intestin très long. Son ventricule succenturié est très gros, moins cependant que celui des Hérons ; cette différence

tient à ce que le Balbuzard déchiquette en partie ses proies et les avale plus rarement en entier. Son ventricule succenturié et son gésier rappellent par leur forme et leur surface l'estomac des Hérons. Ce ventricule est long et large ; le gésier est minuscule et strié intérieurement comme celui des Hérons. La surface intestinale du Balbuzard est celle des Oiseaux qui se nourrissent de chair. Pour les organes tels que le foie, les reins, etc., il y a peu de choses à faire remarquer, les carnivores et les omnicarnivores en ayant généralement la même quantité.

Cette nouvelle constatation vient donc confirmer dans le détail l'influence générale du régime alimentaire sur l'organisme animal.

VARIATIONS

CAUSÉES PAR DIVERS CHANGEMENTS DE RÉGIME

SUR DES CANARDS APPARTENANT A UNE MÊME COUVÉE

CHAPITRE PREMIER

LA RATION ALIMENTAIRE

Mes recherches, qui ont porté sur un grand nombre d'animaux, ont montré de façon indiscutable que l'action du régime alimentaire s'effectuait de façon identique sur les organes des Mammifères et des Oiseaux, en ce qui concerne le tube digestif particulièrement. Pour le foie et les reins, les conclusions restent les mêmes et il n'y a guère à citer que quelques petites différences, dues probablement à la diversité d'origine des Mammifères, et à leurs genres de vie très variés.

Enfin, nous avons montré que le cœur et les poumons étaient liés à l'effort musculaire, dans les deux classes de Vertébrés.

Tous ces résultats étaient tellement caractéristiques, que je me décidai rapidement à tenter de reproduire dans le laboratoire les modifications que peut apporter un changement de régime. Et j'espérais, en opérant méthodiquement, éviter les erreurs de mes prédécesseurs qui avaient expérimenté avant de savoir quel résultat ils devaient tenter d'obtenir.

Il fallait d'abord choisir la classe de Vertébrés sur laquelle je devais opérer. Ce choix fut vite fait. Je résolus d'adapter à divers régimes des Oiseaux, de préférence à des Mammifères, car les Oiseaux forment un groupe tellement homogène que les différences de morphologie externe et interne que l'on constate à première vue semblent avoir été introduites uniquement par le régime alimentaire. Les ordres, en effet, ne sont presque fondés que sur des différences susceptibles d'être expliquées par les genres de vie actuels.

Il me restait à chercher l'espèce sur laquelle j'allais faire

porter mes observations. De suite, il me vint à l'esprit de m'adresser à des omnivores qui, étant donnée leur nourriture habituelle, s'adapteraient mieux à une nourriture quelconque, sans craindre les modifications brusques de santé qui suivent généralement un changement de régime aussi complet. Les

Fig. 1. — Cages dans lesquelles ont été élevés les Canards mis en expérience.

Canards me semblèrent alors tout indiqués, et je me félicitai, par la suite, de ma décision.

Une autre condition me semblait indispensable à réaliser : commencer l'expérience sur des jeunes. La plupart des auteurs avouent avoir adapté à un régime donné, des animaux adultes. C'est probablement là la raison des résultats si divers publiés par eux. Alors que l'individu est jeune, il est susceptible de subir les modifications qu'un régime peut amener. Mais, dès qu'il est adulte, les caractères qu'il a acquis dans sa jeunesse sont presque impossibles à effacer.

Il me fallut ensuite penser aux régimes à essayer. De suite, en regardant la liste des aliments que j'avais dressée [40], je ne trouvai guère que quatre régimes simples : insectivores, piscivores, carnivores, végétariens.

Les autres ne sont pour la plupart que des régimes mixtes, mitigés de l'un ou de l'autre des quatre régimes ci-dessus.

Or, pour ces quatre régimes, j'avais constaté, en étudiant des Oiseaux tués dans la nature, et dont le contenu stomacal

m'avait indiqué l'alimentation habituelle, les faits suivants que je résume ici rapidement, en les synthétisant dans les lois suivantes :

1° Dans les régimes dits carnivores, il y a lieu de distinguer. La viande, les poissons, les mollusques, les insectes constituent autant de régimes différents avec chacun une action propre.

2° Les granivores, les herbivores ont un intestin très long ; les piscivores et les carnivores ont un intestin sensiblement moins long. Aux insectivores revient l'intestin le plus court.

3° Les granivores et les herbivores ont la plus grande surface intestinale ; les carnivores et les insectivores possèdent la plus petite.

4° Les granivores et les herbivores présentent de grands cæcums, les carnivores, les piscivores et les insectivores, de petits.

5° Le gros intestin varie dans le même sens que les cæcums.

6° C'est à l'alimentation piscivore et à l'alimentation insectivore qu'appartient la plus grande quantité de pancréas et aux régimes carné et végétarien qu'en échoit la plus petite.

7° Le pancréas et le foie subissent les mêmes variations sous l'action des différents régimes.

8° Les Oiseaux qui se nourrissent de grosses proies ont un gros ventricule et un petit gésier. Inversement, les Oiseaux qui vivent de petites proies ou de végétaux ont un petit ventricule et un gros gésier.

9° Aux végétariens et aux carnivores revient la plus petite quantité de foie ; aux insectivores et aux piscivores appartient le plus gros foie.

10° Les variations de poids de glycogène ne peuvent pas expliquer les différences constatées pour le foie.

11° Les reins varient en poids comme le foie, montrant la relation intime qui existe entre ces deux organes.

12° Le cœur est en relation directe avec l'effort à produire dans un temps court et non avec la dépense musculaire.

13° Les poumons sont en relation avec le travail du cœur ou l'adaptation à la vie aquatique.

14° Le rapport du poids du foie à la surface du corps tel qu'il est effectué ne peut présenter aucun intérêt.

Par ces études, nous avons posé un problème. Nous allons essayer de montrer que ce problème présente une certaine généralité.

J'ai commencé par acheter une certaine quantité de jeunes Canards fraîchement éclos et provenant de la même couvée. Je les rapportai de suite au laboratoire de zoologie de l'École Normale supérieure, dirigé par M. le Professeur Houssay et dans lequel j'ai poursuivi mes recherches. Comme ces Oiseaux semblaient en bon état, je les mis de suite à l'étude, afin de voir comment je devais m'y prendre pour mener à bien mes expériences. Je les adaptai à divers aliments, cherchant celui qui serait le plus facile à réaliser dans chacun des quatre régimes que j'avais adoptés.

Pendant quinze jours, j'eus des déboires. Mes animaux mouraient assez rapidement. Loin de désespérer, je tentai de nouveaux essais, surtout pour les végétariens et les insectivores, et enfin, le 8 mai 1911, je commençai avec vingt jeunes Canards tout frais éclos, cinq par régime. Je choisis des Canards de Rouen provenant d'une même couvée, et je les adaptai aux régimes suivants : insectes, poissons, viande, végétaux.

Je les mis d'abord pendant une quinzaine de jours dans un clapier composé de quatre cabanes, une pour chaque régime. Dans chacune il y avait un zinc recouvert d'une bonne couche de sable. Dans un coin se trouvait une terrine avec de l'eau. Dans un autre je plaçai une assiette avec la nourriture appropriée. Mais je m'aperçus que ce clapier était légèrement humide, et je transférai mes Canards dans de vastes cages au milieu d'un jardin de l'École.

Il y avait quatre cages accolées, de 1 mètre de large sur 2 de profondeur et autant de hauteur. Formées de montants de bois, elles étaient entourées de grillage très fin et couvertes de chaume (fig. 1).

Le sol était recouvert de sable et une grande cuvette servait de petit bassin.

Dès le début de l'expérience, les jeunes Canards ont été mis à leur régime, sans Cane conductrice.

Les Canards insectivores ont été nourris la plupart du temps avec des larves de mouches. L'hiver, nous leur

avons donné des larves de chironomes pendant trois mois.

Les carnivores étaient nourris avec de la viande de bœuf.

Aux piscivores nous avons donné des poissons d'eau douce entiers. Aux jeunes nous avons donné de petits alevins.

Enfin les végétariens se nourrissaient d'une pâtée faite de farine de maïs, de pain trempé, de feuilles de choux et de salade hachées, de pommes de terre cuites et écrasées.

La nourriture leur était apportée deux fois par jour, matin et soir. Les assiettes étaient lavées chaque fois et, une fois par semaine, le terrain des cages était remué et nettoyé. Une nouvelle couche de sable était ajoutée.

Nous ferons remarquer de suite que les insectivores, très friands de larves, étaient très gloutons et vidaient leur plat assez rapidement.

Les piscivores agissaient de même et se conduisaient, à cet égard, comme les Oiseaux marins, montrant comme eux une poche sus-sternale gonflée, aussitôt après le repas.

Les carnivores mangeaient plus lentement, mais cependant, une heure au plus après le dépôt de leur assiette, la viande avait disparu.

Par contre, les végétariens mangeaient peu à la fois et longtemps.

Cependant de nombreux accidents et incidents se produisirent.

Au bout de 3 à 4 semaines, il y eut plusieurs morts. Celles-ci paraissent tenir aux difficultés générales d'élevage de jeunes Canards sans mère et le régime n'y semble jouer aucun rôle net comme le montre le Tableau suivant :

	Jours vécus.		
Piscivores	39	34	47
Carnivores	30	42	
Insectivores	31	39	41
Végétariens	38	48	48

Au bout de 7 semaines, il ne nous restait plus que 9 Canards ; nous avons pu, pendant 1 an, en conserver 6.

Quelques états pathologiques graves se manifestèrent chez les 9 individus qui vécurent plus de 7 semaines. Particulièrement, au cours de cette expérience, je pus étudier des attaques d'ar-

thrites chez les deux insectivores. Ces attaques furent caractérisées par un gonflement des articulations qui les forçait à se tenir accroupis sur les jarrets. Cette arthrite semblait très douloureuse. Il y avait anorexie complète avec amaigrissement. Peu à peu les pieds étaient atteints de paralysie. Je tentais de les sauver ; l'état paraissait grave. Je supprimais toute nourriture et ne leur laissais que de l'eau. Le troisième jour de l'attaque, la femelle mourait au bout de quatre-vingt-huit jours de vie. Le mâle se remit peu à peu. Après deux jours de diète hydrique, je lui donnai une pâtée au lait très légère. Au bout de huit jours, il reprit peu à peu sa nourriture habituelle et ne montra plus le moindre malaise ensuite.

Fig. 2. — Courbe du poids relatif de ration chez les Canards carnivores.

Alors que les végétariens et les piscivores vécurent sans incidents, il n'en fut pas de même des carnivores. Ils montrèrent au début de l'hiver une diarrhée aqueuse, verte, tenace, qui les déprima rapidement. Traités comme les insectivores, ils guérirent en une dizaine de jours. L'un d'eux eut une rechute et mourut le cent vingt-cinquième jour de sa vie.

Si l'aliment est intéressant par lui-même, son poids l'est aussi. La quantité absorbée par jour, ou mieux la ration, constitue un des éléments les plus importants à recueillir dans une expérience sur l'alimentation et son influence.

Or, généralement, la ration d'entretien, c'est-à-dire celle qui permet à un animal adulte de garder son poids, est seule étudiée. Elle a sa valeur, mais celle qui sert à la croissance est autrement plus intéressante, car il intervient dans ce cas autre chose qu'une simple question de thermogenèse.

Or, quand on donne un régime à un animal, il convient de

connaître le poids d'aliment absorbé quotidiennement. De plus il faut se rendre compte si l'individu se suralimente ou s'il règle lui-même sa nourriture. Les auteurs sont à ce sujet d'avis très différents. Cependant, chez les Oiseaux, et en tous cas chez les Canards, il me semble que, rapidement, il y a une sorte de réglage qui fait que ces Oiseaux ne se suralimentent pas.

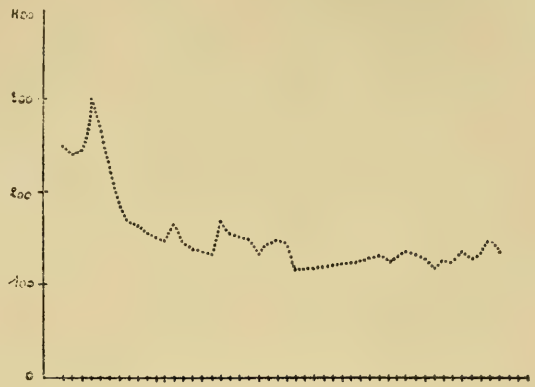


Fig. 3. — Courbe du poids relatif de ration chez les Canards insectivores.

Pour connaître la quantité d'aliments qui semblait leur convenir, j'ai opéré ainsi. Je mettais dans l'assiette un poids donné d'aliment et je regardais la façon dont il était englouti, car c'est le mot qu'il faut employer avec les Canards. Quand il en restait un peu dans l'assiette, je diminuais légèrement la ration. Quand, au contraire, le plat était vidé trop rapidement, j'augmentais la quantité. J'arrivais ainsi à leur fournir une ration de croissance physiologiquement calculée.

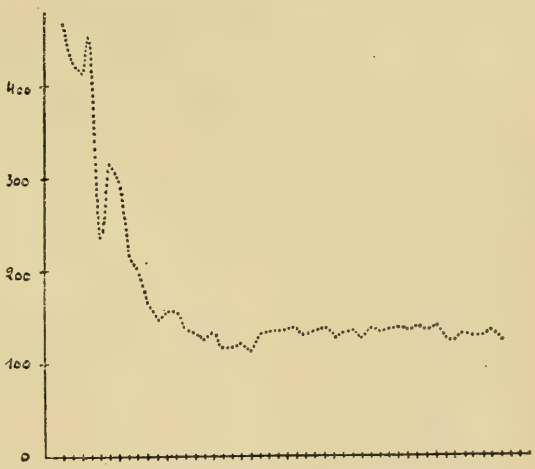


Fig. 4. — Courbe du poids relatif de ration chez les Canards végétariens.

Je notais tous les jours le poids exact d'aliments donné. Comme mes Canards étaient élevés sans Cane conductrice, il représen-

tait la vraie ration de croissance, puis d'entretien. Mais ces divers poids ne possédaient que peu d'intérêt par eux-même, étant donné qu'au bout d'un certain temps, le nombre des individus avait changé en même temps que leur poids. Aussi y a-t-il lieu de considérer non pas le poids vrai d'aliment, mais le poids absorbé pour un kilogramme d'animal. De cette façon nous pourrons faire des comparaisons utiles. Il nous suffit de diviser le poids R de la ration par le poids P de l'animal, ou mieux des animaux à même régime, puisqu'il était impossible de démêler ce que l'un avait pris de plus que l'autre dans une même cage.

Nous donnons ici quelques-uns de ces rapports $\frac{R}{P}$, en faisant remarquer que plus ils sont petits et meilleure naturellement est la ration.

Semaines.	Rapport du poids de ration quotidien au poids du corps.			
	Piscivores.	Végétariens.	Insectivores.	Carnivores.
	—	—	—	—
1re (27 mai 1911).	375	468	251	271
2e	346	423	241	244
3e	416	414	243	231
4e	375	453	302	235
5e	452	235	266	200
6e	328	319	229	174
7e	268	291	187	169
8e	231	215	169	144
9e	201	201	163	124
10e	206	162	158	113
11e	218	148	153	110
12e	210	158	149	106
13e	213	154	166	104
14e	208	138	146	104
15e	181	133	138	106
16e	188	122	135	131
17e	210	133	132	134
18e	216	116	167	132
19e	210	116	158	127
20e	201	120	156	126
21e	189	113	148	123
22e	212	132	129	93
23e	183	133	144	74
24e	163	133	147	76
25e	147	138	145	76
26e	124	134	117	75
27e	133	130	117	77
28e	129	134	118	77
29e	160	137	119	80

30e.....	122	126	120	76
31e.....	125	130	121	71
32e.....	123	131	122	89
33e.....	117	127	125	97
34e.....	132	138	129	98
35e.....	133	130	132	72
36e.....	136	134	125	81
37e.....	134	134	129	83
38e.....	133	132	136	85
39e.....	136	138	133	74
40e.....	135	135	128	74
41e.....	134	139	117	75
42e.....	137	122	126	67
43e.....	140	122	125	69
44e.....	143	131	135	68
45e.....	138	128	128	69
46e.....	135	129	131	72
47e.....	146	132	149	93
48e.....	146	126	136	78

Il ressort à première vue que la viande est le meilleur aliment de croissancc et d'entretien. Les insectes sont bons au début et moins bons pendant la vie adulte. Les poissons et les végétaux sont de mauvais aliments de croissance et s'améliorent pendant la vie adulte, sans devenir aussi importants que la viande.

La méthode graphique nous permettra d'ailleurs des comparaisons intéressantes.

Portons sur une ligne horizontale un certain nombre de points à intervalles égaux, représentant les semaines successives depuis le début des pesées jusqu'à la fin. Sur les ordonnés correspondant à chacun d'eux portons une

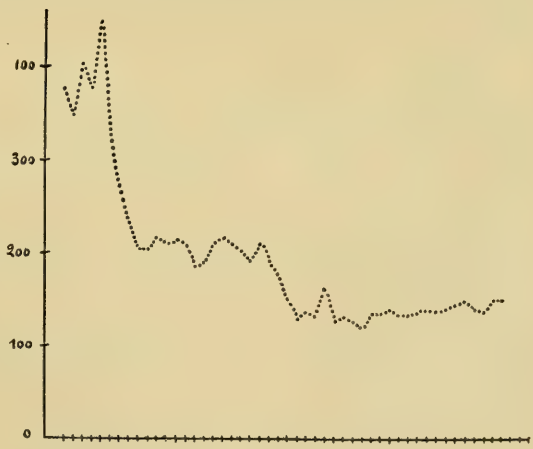


Fig. 5. — Courbe du poids relatif de ration chez les Canards piscivores.

longueur proportionnelle au rapport $\frac{R}{P}$ correspondant. En

reliant ces divers points par une même ligne on obtient une courbe qui, pour chaque régime, représentera la valeur de la ration. On voit de suite que ces courbes sont toutes descendantes et ne présentent aucune oscillation digne d'être notée, bien que l'influence de la pression atmosphérique et de la température soit à rechercher dans l'étude d'une alimentation (fig. 2, 3, 4, 5).

Ces courbes présentent toutes deux sections :

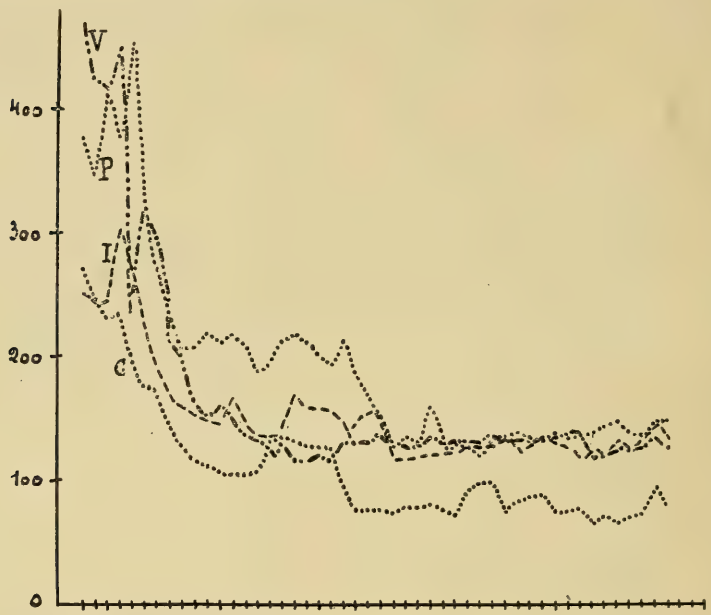


Fig. 6. — Courbes comparatives des poids relatifs de ration chez les Canards suivant les régimes.

V. Végétariens ; P. Piscivores ; I. Insectivores ; C. Carnivores.

1° Allant du début de l'expérience à un certain jour variable, dans laquelle la courbe décroît ; c'est *la ration de croissance.*

2° Allant du jour variable indiqué sur chaque courbe et dans laquelle la courbe est sensiblement horizontale : c'est *la ration d'entretien.*

Il est indispensable, si nous voulons faire des comparaisons exactes, de porter sur un même dessin les quatre courbes que nous venons d'étudier séparément (fig. 6).

Dans ces conditions, on remarque que la courbe de ration carnée est au-dessous de toutes les deux autres aussi bien pen-

dant la période de croissance que pendant la période d'entretien. Donc la viande est supérieure pour des animaux qui croissent. Elle est encore la meilleure, mais de façon moins considérable, pour l'adulte.

Les insectes pendant la croissance sont presque aussi nutritifs que la viande, mais pour l'adulte, ils deviennent plus mauvais.

Les poissons et les végétaux constituent une ration inférieure pour le jeune. La ration s'améliore peu à peu et pour les adultes les végétaux sont l'aliment le meilleur après la viande.

De plus, il faut constater que le jeune a besoin proportionnellement de plus d'aliment que l'adulte.

Toutes ces considérations sont à retenir et peuvent avoir leur intérêt dans la vie médicale.

CHAPITRE II

LA CROISSANCE

La croissance est l'ensemble des phénomènes qui se traduisent, sous l'influence d'une nourriture déterminée, par un développement de l'organisme considéré, portant sur les trois dimensions de l'espace. Ce fait est dû à l'hyperplasie, à l'hyper-

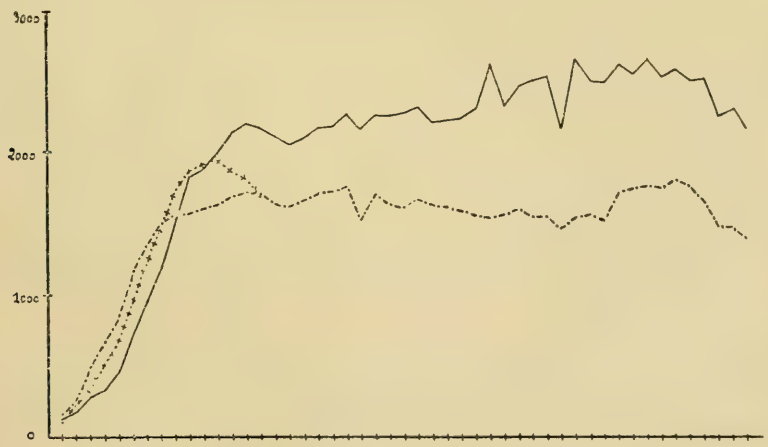


Fig. 7. — Courbes de croissance des Canards carnivores.

trophie et à la différenciation des cellules provenant de la multiplication de l'ovule fécondé.

Par conséquent, une des premières causes de la croissance réside dans une multiplication cellulaire intense. De plus, ces cellules deviennent elles-mêmes plus volumineuses, et se différencient ensuite pour former les différents tissus.

Par suite de ces trois facteurs qui régissent l'évolution des cellules, l'embryon augmente de poids, et se développe dans les trois dimensions.

L'intérêt d'une telle étude, en dehors du point de vue scientifique, est de fournir des exemples typiques du développement

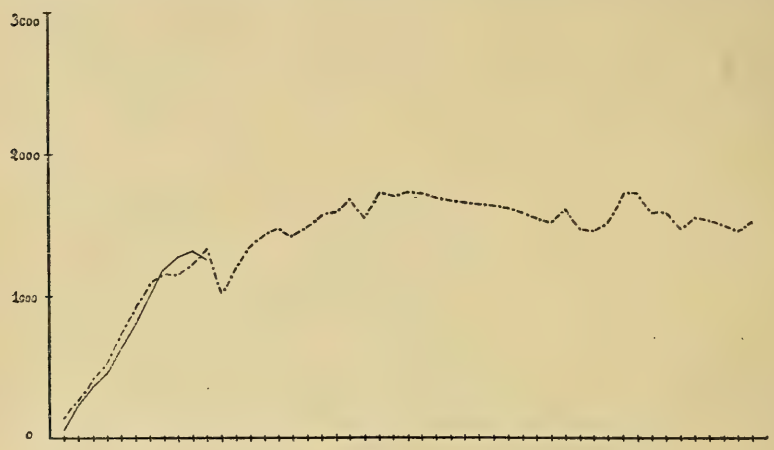


Fig. 8. — Courbe de croissance des Canards insectivores.

normal de l'animal. Mais ce que nous avons surtout voulu mettre en évidence, c'est que les chiffres moyens que la plupart des auteurs ont publiés ne doivent pas être considérés pour chaque âge particulier comme le chiffre idéal vers lequel tout bon éleveur ou puériculteur doit tendre. Chaque animal, et même chaque individu, présente une croissance qui lui est propre, et cette croissance dépend d'un très grand nombre de facteurs dont l'influence plus ou moins prépondérante varie avec chaque cas.

Il est d'usage, pour suivre la croissance d'un animal, de le peser régulièrement. Ce procédé a une grosse importance, parce qu'il permet de révéler les anomalies. Nous croyons qu'il serait intéressant et utile d'ajouter aux pesées régulières la mensuration de la stature. C'est un élément à considérer et différent du poids. En effet, comme nous l'avons montré,

le poids et la stature ne sont pas toujours en harmonie.

Malheureusement, chez l'Oiseau, ce procédé est délicat et nous l'avons abandonné de crainte de ne pas obtenir de chiffres suffisamment exacts.

Par suite de la ration qu'ils se donnaient eux-mêmes, nos Canards crurent dans de bonnes conditions, mais de suite il apparut que cette croissance se faisait de façon différente suivant les régimes.

Il est nécessaire dans une telle étude de ne pas s'en tenir aux chiffres extrêmes. En effet nous trouvons pour les différents régimes :

	Poids moyen.	
	Au début après 15 jours de régime.	A l'état adulte (37e semaine).
Carnivores	110	2.107
Végétariens	85	1.939
Piscivores	106	1.484
Insectivores	96	1.470

Ce résultat est intéressant. Il nous montre que les animaux

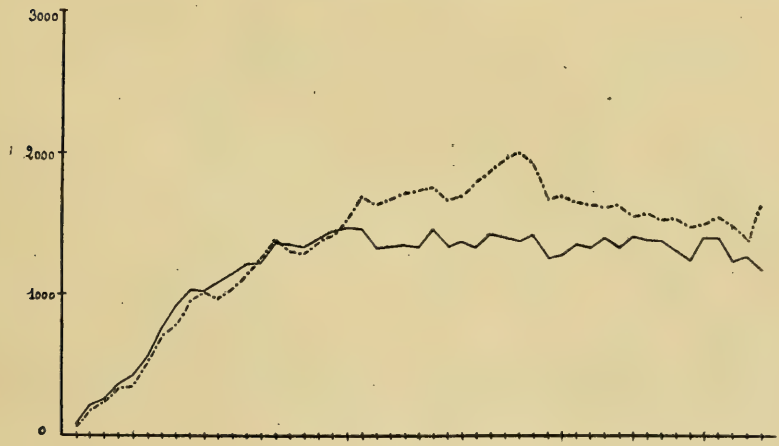


Fig. 9. — Courbes de croissance des Canards piscivores.

nourris de viande ou de végétaux arrivent à peser les poids les plus forts, alors que les animaux nourris de poissons ou d'insectes restent plus petits. Il est un fait digne de remarque, c'est que, dans la nature, les insectivores sont aussi tous petits, qu'ils soient Oiseaux ou Mammifères.

Mais ces chiffres extrêmes ne nous apprennent rien sur la croissance proprement dite. Or il y a une chose très considérable à mettre en lumière, c'est la vitesse de la croissance en fonction du régime alimentaire. La vitesse du développement importe aussi bien pour l'homme et les animaux. Il est nécessaire d'en bien connaître la marche. Pour arriver à ce résultat j'ai recueilli le poids de mes animaux en expérience toutes les semaines.

J'avais adapté à une balance une caisse tarée qui grandissait,

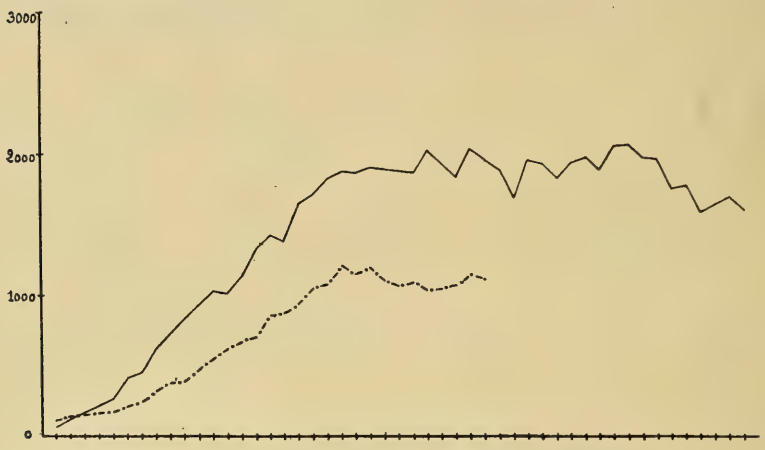


Fig. 10. — Courbe de croissance des Canards végétariens.

si je puis m'exprimer ainsi, avec ces animaux. Je n'avais qu'à enfermer les individus les uns après les autres dans cette caisse pour trouver très exactement leur poids.

Avec les poids ainsi obtenus il nous faut construire des courbes.

Pour chaque régime, établissons un graphique. Sur un axe horizontal portons autant de points équidistants qu'il y a de semaines de vie des Canards. Sur les ordonnées correspondantes à chacune d'elles portons des longueurs équivalentes au poids correspondant de chaque individu. Réunissons par un même trait les points relatifs à un même individu. Nous aurons ainsi une série de courbes qui représenteront la courbe de croissance par individu (fig. 7, 8, 9, 10).

Or de l'étude de chacun de nos graphiques, il découle deux faits :

1° Chaque courbe présente une première section ascendante

correspondant à la croissance proprement dite de l'animal.

2° Chaque courbe possède une partie plus ou moins en plateau représentant le poids de l'animal à l'état adulte.

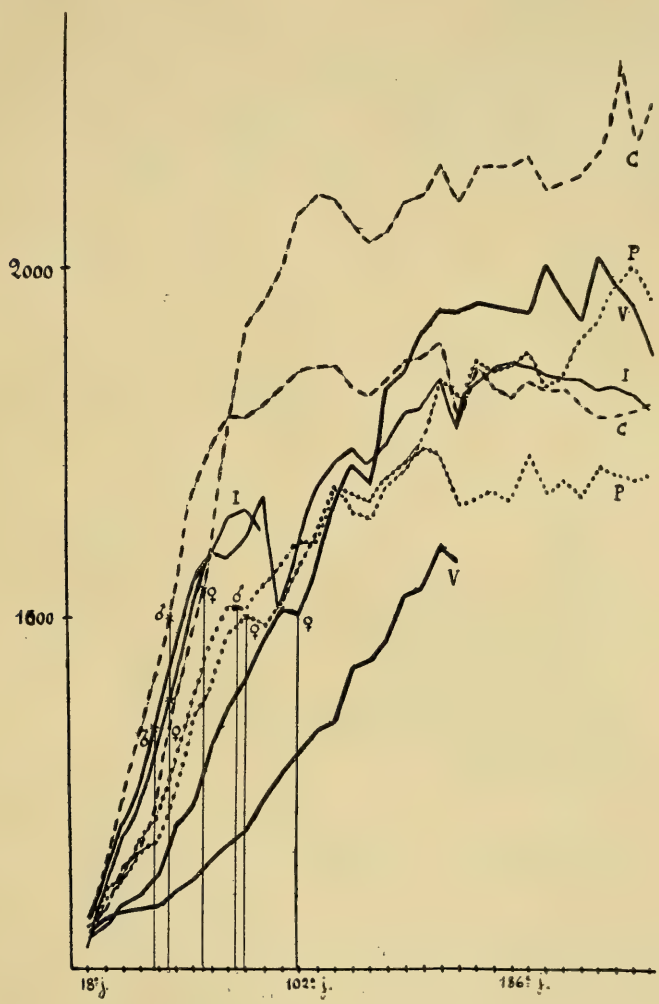


Fig. 11. — Croissance comparée des Canards suivant les régimes.

De plus, sur chaque courbe, il existe un point d'inflexion au-dessus duquel la courbe a une concavité tournée vers le bas et au-dessous duquel la concavité de la courbe est tournée vers le haut.

Or il y a lieu pour nous de rechercher si les courbes de crois-

sance se ressemblent et si les points d'inflexion sont tous les mêmes. Il nous suffit pour cela de porter sur un même dessin les courbes relatives aux divers régimes, de façon à les comparer entre elles (fig. 11). Il n'est pas nécessaire de reproduire la partie des courbes qui termine la période adulte.

Il saute aux yeux que ce sont les carnivores (C) qui ont crû le plus vite de tous les Canards. Puis viennent les insectivores (I), les piscivores (P) et enfin les végétariens (V).

Les Canards nourris de viande avaient, au bout de deux mois

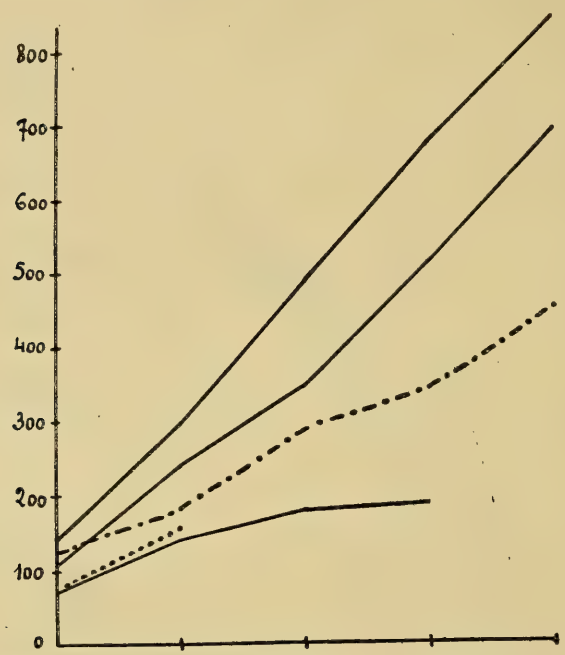


Fig. 12. — Courbes de croissance des Canards carnivores au début de l'expérience.

et demi de vie, la taille d'un adulte et pesaient 1700 grammes. Venaient ensuite les insectivores, qui pesaient 1200 grammes en moyenne, et les piscivores, qui pesaient 1000 grammes. Quant aux végétariens, ils pesaient 600 grammes seulement.

Au bout de trois mois et demi de vie, la croissance des Canards nourris avec de la viande était terminée et ils avaient atteint le poids de 2 kilogrammes. Il fallut cinq mois et demi aux Canards végétariens pour atteindre la même taille et le même poids.

Il est de plus à remarquer que les carnivores et les végétariens sont devenus plus gros que les piscivores et les insectivores, qui paraissent avoir été comme frappés d'un arrêt de croissance.

Les courbes ont toutes un point d'inflexion principal dont l'intérêt a été signalé par F. Houssay. Nous avons cherché sur nos graphiques à grande échelle à déterminer avec précision ce point sur chaque courbe. Voici, exprimées en jours de vie, les dates de ces points d'inflexion :

	Mâles.	Femelles.
Insectivores	44e jour.	51e jour.
Carnivores	51e —	64e —
Piscivores	78e —	81e —
Végétariens	» —	102e —

Nous nous bornons d'abord à cet exposé des faits, ayant

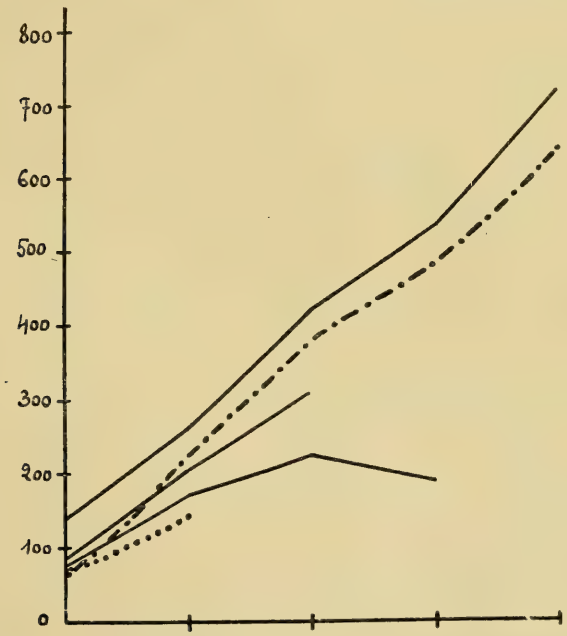


Fig. 13. — Courbes de croissance des Canards insectivores au début de l'expérience.

l'intention de rechercher plus tard l'interprétation qu'ils comportent.

Dans la construction des courbes que nous venons d'étudier, nous n'avons considéré que 9 Canards qui vivaient encore au

bout de sept semaines de vie. Nous avons délaissé à dessein les 11 autres qui, morts jeunes, auraient encombré le graphique. Mais, comme nous voulons montrer la généralité de l'expérience, nous allons reproduire dans quatre petits dessins les poids relatifs aux divers individus en fonction du régime alimentaire pen-

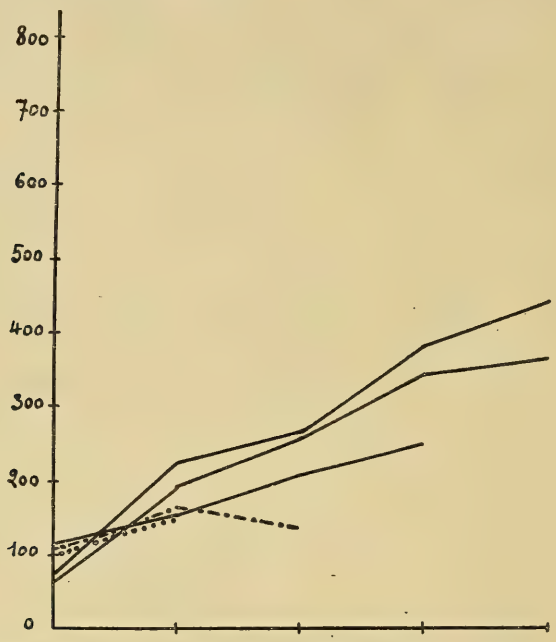


Fig. 14. — Courbes de croissance des Canards piscivores au début de l'expérience.

dant les sept premières semaines de vie. Il saute aux yeux que, là encore, ce sont les insectivores et les carnivores qui croissent le plus vite, et les végétariens le plus lentement, et cela malgré l'influence de la maladie qui en a terrassé quelques-uns (fig. 12, 13, 14, 15).

Nous avons pu, en mai 1911, grâce à l'amabilité de M. le Préfet de la Seine, tenter des recherches sur des Truites. Nous voulions nous rendre compte si l'influence du régime sur la croissance des Vertébrés est d'ordre général.

Nous avons choisi les Truites arc-en-ciel (*Trutta iridea*, W. Gibb.) que nous avons adaptées aux quatre régimes suivants :

1° Insectivores ;

2° Piscivores ;

3° Carnivores ;

4° Végétariens.

Les piscivores, les carnivores et les insectivores se sont très bien adaptés à leur régime exclusif. Pour les végétariens, il y eut d'abord des difficultés. Nous avons d'abord essayé de les nourrir avec de la farine de maïs, puis avec de la mie de pain. Le vermicelle seul nous permit de poursuivre nos recherches, qui commencèrent définitivement le 18 mai 1911.

Les alevins étaient nés le 24 mars 1911. L'expérience fut mise en marche avec 60 alevins, 15 par régime.

Les insectivores étaient nourris avec des larves de Chironomes.

Aux carnivores nous avons donné de la pulpe de rate de bœuf.

Les piscivores étaient nourris avec de la chair de poissons d'eau douce obtenue par raclage.

Enfin les végétariens se nourrissaient de petits brins de ver-

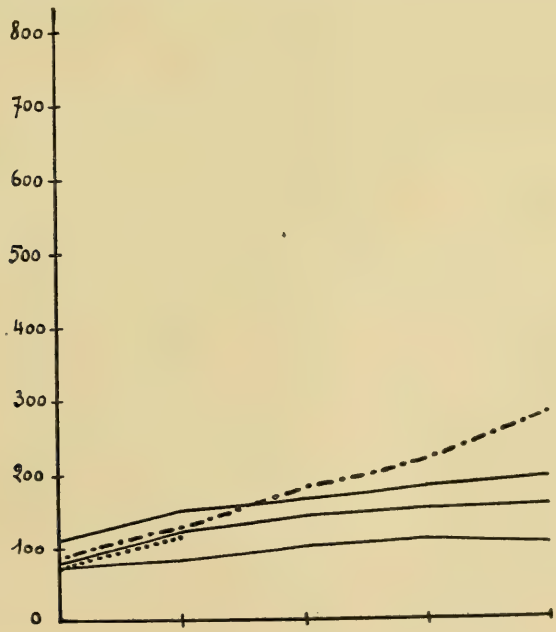


Fig. 15. Courbes de croissance des Canards végétariens au début de l'expérience.

micelle de 4 à 5 millimètres de long que nous laissions d'abord gonfler un quart d'heure dans l'eau.

Voici les résultats auxquels nous sommes arrivés relativement à la vitesse de croissance. La longueur des alevins était mesurée régulièrement tous les huit jours. Il était impossible de les peser par suite de leur trop grande fragilité.

Ce sont les insectivores qui ont crû le plus vite. Puis viennent les carnivores, les piscivores et ensuite les végétariens.

Les insectivores étaient très actifs. Toujours en mouvement, ils se pourchassaient. Un alevin en retard comme croissance fut dévoré par ses compagnons. Ils engloutissaient rapidement les larves de Chironome qu'on leur donnait.

Les carnivores et les piscivores étaient moins agiles. Quant aux végétariens, leur nourriture ne semblait que peu leur convenir, quoique se précipitant sur les bouts de vermicelle qu'ils prenaient pour des Vers et que l'on voyait par transparence dans leur estomac gonflé. Ils étaient peu remuants et toujours cachés sous un coin sombre de l'aquarium.

Nous ferons remarquer la concordance qui existe entre la vitesse de croissance des Truites et des Canards. Si l'on ne tient compte que du début de la croissance, on obtient le même classement suivant les différents régimes.

ORDRES.	POIDS MOYEN DES CANARDS.		POIDS MOYEN DES TRUITES.	
	au début de l'expérience.	au bout de 2 mois 1/2.	au début de l'expérience.	au bout de 2 mois 1/2.
	gr.	gr.	gr.	gr.
Insectivores	96,0	1.700,0	0,28	8,0
Carnivores	110,0	1.200,0	0,27	4,0
Piscivores	106,0	1.000,0	0,27	2,75
Végétariens	85,0	600,0	0,29	1,0

L'influence du régime alimentaire sur la croissance présente donc des coïncidences suivant les différentes classes de Vertébrés. Ce fait permet d'espérer la généralité du phénomène.

CHAPITRE III

LA PONTE

Pendant que nous surveillions la croissance de nos Canards, il survint au début de l'hiver un phénomène important pour nos investigations. La femelle piscivore se mit à pondre sans que rien le fît présumer. De plus l'œuf possédait une belle

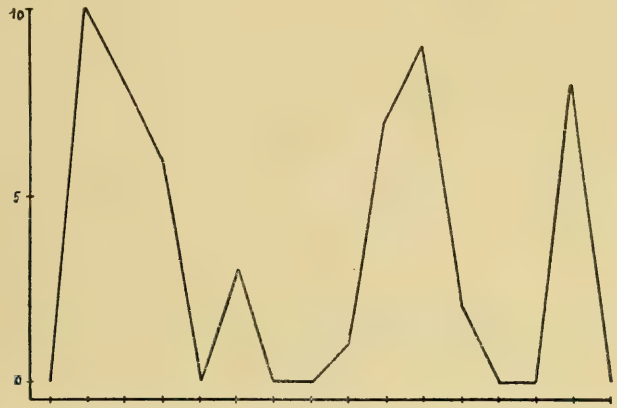


Fig. 16. — Variations en nombre des œufs produits par la Cane piscivore.

couleur verte qu'il nous parut intéressant de noter par suite de la teinte vive et spéciale qu'il présentait.

En effet la ponte est une évacuation de matières albuminoïdes quelquefois très considérables en comparaison avec celles que l'Oiseau doit absorber pour l'entretien de son organisme. Il y avait donc lieu de surveiller attentivement cette ponte et d'éviter non seulement la casse des œufs, mais aussi leur destruction volontaire par les mâles ou les femelles. J'avoue d'ailleurs que jamais les Canards n'ont tenté quoi que ce soit de fâcheux pour nos observations.

J'ai recueilli tous les œufs pondus par la femelle nourrie avec des poissons, et je les ai pesés de suite afin d'avoir le poids exact et d'éviter toute perte par évaporation.

J'ai agi de même pour les œufs des autres femelles lorsque celles-ci se mirent à pondre.

J'inscrivais en même temps pour chaque œuf la date.

La ponte pour toutes les femelles avait lieu généralement le matin, entre huit et dix heures.

Comme je l'ai dit plus haut, la Cane piscivore a pondu la première, le 17 décembre 1911 ; elle était alors âgée de sept mois neuf jours.

La femelle carnivore pondit huit jours plus tard. Quant à la

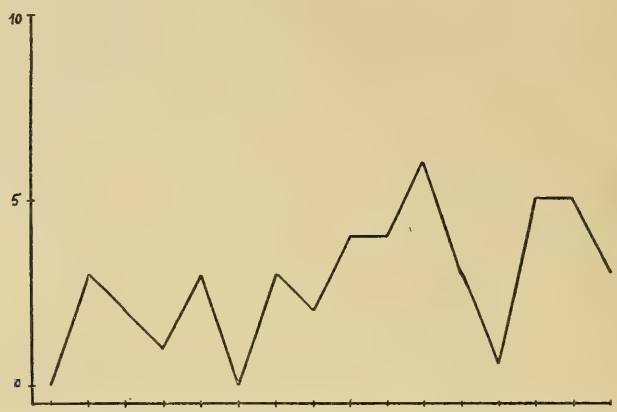


Fig. 17. — Variation en nombre des œufs produits par la Cane carnivore.

femelle végétarienne, elle ne pondit son premier œuf qu'à dix mois de vie, c'est-à-dire deux mois et demi après les autres.

De plus le changement de régime a modifié la production des œufs, quant au nombre, comme le montre le tableau suivant. Voici le nombre exact d'œufs pondus par chaque femelle pendant l'année qu'a duré l'expérience.

	Nombre d'œufs pondus du 17 décembre au 15 mai.
Piscivores	54
Carnivores	45
Végétariens	19

Cependant il faut dire que la ponte de nos Canes ne s'est pas effectuée de façon uniforme depuis le début jusqu'à la fin. Tantôt le phénomène s'arrêtait chez l'une, tantôt il reprenait chez l'autre. Cependant alors que l'une pondait beaucoup d'œufs en peu de temps, l'autre en pondait beaucoup moins. En un mot, la vitesse de la ponte était très variable en un temps donné. Il nous a semblé intéressant de mettre en évidence

cette vitesse et à cet effet nous avons construit quelques graphiques. Sur un axe horizontal nous portons des points

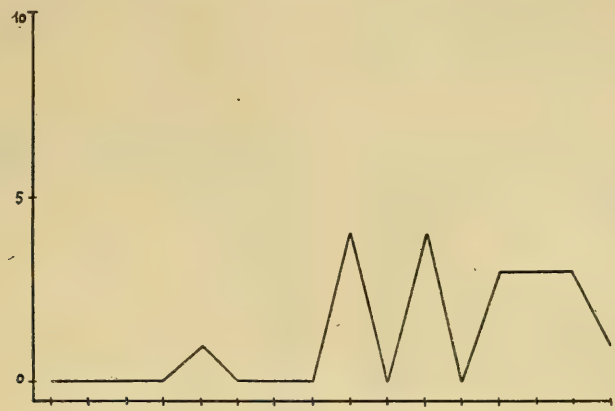


Fig. 18. — Variations en nombre des œufs produits par la Cane végétarienne.

équidistants correspondant à des tranches de dix jours que nous prendrons comme abscisses.

En ordonnées nous porterons pour chaque groupe le nombre des œufs pondus pendant ce laps de temps. Nous dessinerons

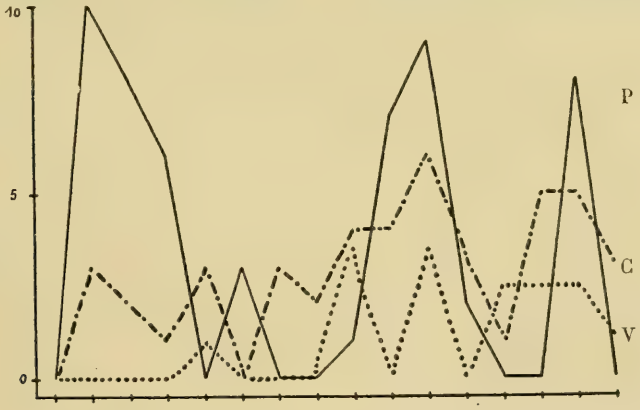


Fig. 19. — Comparaison du nombre des œufs produits par les Canes suivant les régimes. — P, piscivore ; C, carnivore ; V, végétarienne.

ainsi trois courbes représentatives de la ponte ou mieux de la quantité de matières albuminoïdes éliminées (fig. 16, 17, 18).

Il ressort de l'examen de ce graphique que les piscivores ont la ponte la plus précoce et la plus abondante. Leur ponte se répartit nettement en quatre reprises, phénomène qu'on

retrouve aussi net chez les carnivores et qu'on peut encore distinguer quoique plus confusément chez les végétariens. Ce phénomène paraît indépendant du régime puisqu'on le retrouve chez tous les sujets ; il diffère beaucoup de ce qu'on observe

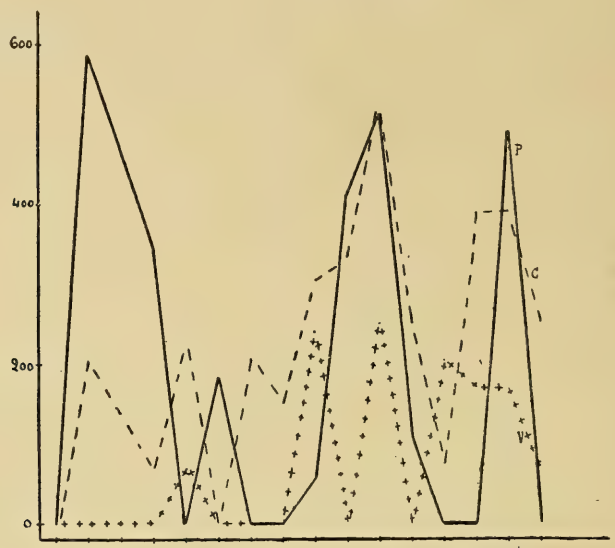


Fig. 20. — Comparaison des poids d'œufs produits par les Canes suivant les régimes. P, piscivore; C, carnivore ; V, végétarienne.

chez les Gallinacés où deux pontes nettes sont séparées par un arrêt ou une incubation. La ponte des végétariens est nettement moins abondante que les deux autres.

Le phénomène est encore plus net si l'on réunit sur un même dessin toutes les courbes relatives aux diverses pontes (fig. 19). On se rend même compte des différences qui existent dans la vitesse de la ponte suivant les différents régimes en même temps qu'on détermine mieux les reprises.

Les œufs étaient de taille et de poids assez différents, comme le montre le tableau suivant :

	Poids		
	Moyen.	Maximum.	Minimum.
	gr.	gr.	gr.
Cane carnivore.....	77,90	92	63,10
— végétarienne.....	61,50	75,80	48,60
— piscivore.....	58,50	65	51,20

Il nous a semblé intéressant de reproduire les photographies, grandeur naturelle, des exemplaires d'œufs de chaque groupe.

On voit que l'œuf de la cane carnivore est de beaucoup le plus gros, ce qui correspond aux poids que nous donnons plus haut (fig. 21, 22, 23, 24).

Mais ces œufs ont été pondus par des femelles dont les poids du corps étaient très différents. Par conséquent, pour faire

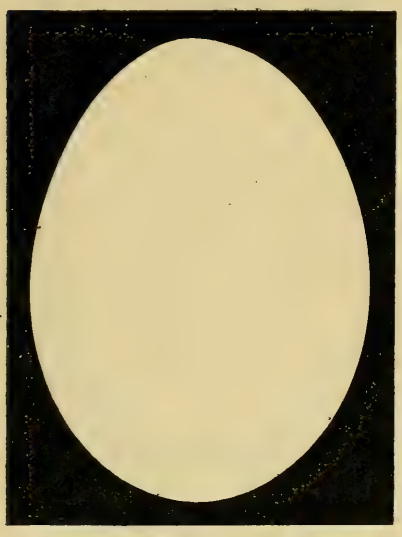


Fig. 21. — Œuf de Cane carnivore gr. nat.

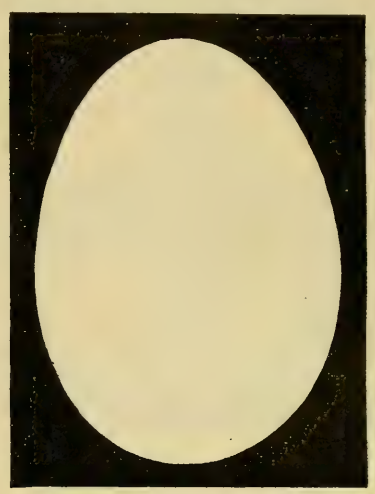


Fig. 22. — Œuf de Cane piscivore gr. nat.

une comparaison utile entre les tailles de ces divers œufs, il y a lieu d'augmenter ou de réduire leurs dimensions de façon à les ramener à la taille qu'ils auraient si la Cane pesait 1 kilogramme.

Les gravures ci-contre montrent que les tailles ne sont plus alors les mêmes comparativement (fig. 25). Ce n'est plus la Cane carnivore qui pond seule porportionnellement les plus gros œufs. La Cane piscivore donne des œufs de même taille. Ceux de la Cane végétarienne sont un peu plus petits, comme le montre le Tableau suivant.

	Grand axe de l'œuf.	
	Normal.	Si l'animal pesait 1 kilogr.
Cane carnivore.....	6cm,2	4cm,8
— piscivore.....	4cm,7	4cm,8
— végétarienne.....	5cm,2	4cm,6

Il nous a semblé intéressant de refaire un graphique analogue à celui de la figure 19, en remplaçant sur les ordonnées le nombre des œufs par leur poids. On obtient un graphique assez comparable au précédent. Nous le reproduisons dans la figure 20.

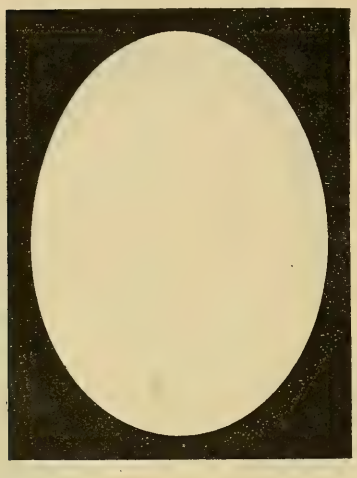


Fig. 23. — Œuf de Cane végétarienne gr. nat.

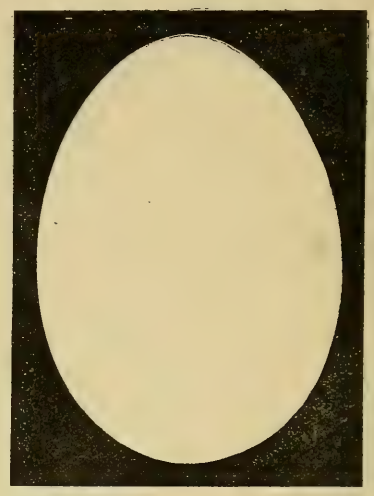


Fig. 24. — Œuf de Cane insectivore gr. nat.

C'est par la coloration que ces œufs différaient le plus entre eux. Les carnivores ont pondu des œufs blancs (teinte n° 178 A du Code Klincksieck].

Les œufs des piscivores présentaient une couleur verte (teinte n° 0321 foncée) alors que ceux des végétariens étaient blanc rosé (teinte n° 28 A diluée).

Si nous considérons l'intérieur de l'œuf, il est à remarquer que le jaune des végétariens était très foncé (teinte n° 151-176) alors qu'il était presque décoloré chez les carnivores (teinte n° 186-191). De plus il semble y avoir un rapport entre la couleur du jaune et celle de la graisse dans ces trois groupes :

Les carnivores possédaient à l'autopsie une graisse blanche, dure ; celles des végétariens était d'une belle couleur jaune d'or et de consistance plus faible.

La graisse des piscivores était d'un jaune terne.

Le Tableau ci-dessous montre bien le rapport qui existait chez

nos Canes entre la couleur du jaune de l'œuf et la couleur de la graisse.

	Graisse.	Jaune de l'œuf.
Carnivores	blanc nacré	jaune très clair
Piscivores	jaunâtre	jaune
Végétariens	jaune d'or	jaune d'or

Nous avons pu adapter au régime insectivore une Cane élevée aux végétaux. Nous ne pouvons évidemment comparer strictement sa ponte avec les autres. Nous remarquerons cependant que la coquille était colorée par un pigment brun (teinte n° 168) et que le poids moyen de l'œuf était de 61gr,90.

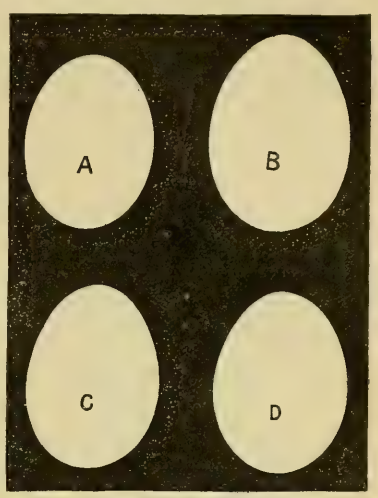


Fig. 25. — Comparaison de la taille relative des œufs suivant les régimes. — A, végétarienne ; B, insectivore ; C, piscivore ; D, carnivore. — Poids des individus ramené à 1 kilo et réd. 1/2.

Nous avons voulu aussi connaître les différents poids des parties constituantes de l'œuf. A cet effet nous avons pesé le jaune, l'albumine et la coquille. Voici les chiffres que nous avons trouvés pour les divers régimes :

	Canes.		
	Carnivore.	Piscivore.	Végétarienne.
	gr.	gr.	gr.
Poids de l'œuf	72,10	54	55,70
— de la coquille	8,70	7,20	6,40
— du jaune	27,20	20,20	18,70
— de l'albumine	36,20	26,60	30,60

Voici pour 100 grammes d'œuf, le poids des parties constituantes :

	Canes.		
	Carnivore.	Piscivore.	Végétarienne.
	gr.	gr.	gr.
Coquille	12	13,3	11,4
Jaune	37,7	37,4	33,5
Albumine	50,2	49,2	54.9

Les résultats sont intéressants. Alors que chez les carnivores

et les piscivores, le poids p. 100 de jaune est sensiblement le même, le poids du jaune de l'œuf de la Cane végétarienne est proportionnellement plus petit. La même remarque s'impose pour le blanc, dont le poids est le plus élevé chez la Cane végétarienne.

La Cane piscivore a la plus grosse coquille, tandis que la Cane végétarienne en possède la plus mince.

CHAPITRE IV

LE TUBE DIGESTIF ET LES ORGANES

Au début de mai 1912, j'estimai que l'expérience pouvait cesser, car mes observations m'ont amené à admettre que les modifications apportées par un changement de régime sont surtout importantes pendant la jeunesse de l'être, tandis qu'à l'état adulte, le régime, s'il agit sur l'organisme en général, semble posséder une influence réduite sur les organes proprement dits.

J'ai sacrifié alors, le 14 mai 1912, les six sujets d'expérience qui vivaient encore. Mes Canards étaient alors en excellente santé, doués d'un appétit normal et je pensais qu'il était préférable de les étudier dans cet état physiologique afin de posséder des chiffres se rapportant à des animaux de santé parfaite.

Les individus furent tués par saignée comme je l'avais pratiqué pour les Oiseaux que j'avais étudiés antérieurement pour l'examen du foie et des reins après saignée totale [57.58].

Je les disséquais soigneusement. Je mensurais et pesais les organes, faisant les observations nécessaires à mes investigations. Quatre heures me suffisaient pour étudier complètement un individu. J'eus donc complètement terminé en quatre matinées et deux soirées, puisqu'il ne me restait plus que six Canards. Dans ces conditions, je puis affirmer que les comparaisons que je fus amené à effectuer ainsi étaient valables.

Ventricule et Gésier.

Dès l'ouverture de la cavité abdominale, une chose me frappa

chez les piscivores, ce fut le volume considérable du ventricule succenturié.

L'organe qui chez les Oiseaux fait office d'estomac a une forme spéciale. Il se divise nettement en deux poches. La première, plus ou moins cylindrique, est appelée ventricule succenturié et fait suite à l'œsophage : c'est la glande digestive. La seconde partie est discoïde et porte le nom de gésier : elle joue surtout un rôle mécanique dans la digestion. Le ventricule succenturié est séparé du gésier par une sorte d'étranglement où se loge généralement la rate.

Fig. 26. — Ventricule succenturié et gésier de Canard piscivore (ramené à 1 kilo).

Or ce ventricule, chez les piscivores, était considérablement modifié. On s'en rendait compte en regardant l'organe. Il paraissait très développé en comparaison avec l'ensemble des viscères, beaucoup plus que chez les autres Canards. En pratiquant une coupe suivant le grand diamètre, on trouvait une cavité très agrandie, mais le revêtement musculaire paraissait moins résistant.

D'ailleurs l'examen des poids du ventricule suivant les quatre régimes est encore ce qu'il y a de plus démonstratif.

Nous avons isolé le ventricule du gésier par une section au niveau de l'étranglement et de l'œsophage en le coupant au point de raccord avec celui-ci. Le gésier, de son côté,

était débarrassé de l'ampoule intestinale. Ce sont ces deux organes ainsi isolés que nous avons pesés à part pour chaque individu à l'exception du carnivore pesant 2 183 grammes, qui présentait une tumeur abdominale généralisée.

Voici les résultats obtenus pour le ventricule succenturié :

	Ventricule par kilogramme d'animal.	
	Régime expérimental.	Régime naturel.
Piscivores	4,60	4,60
Végétariens	2,30	3,10
Insectivores	2,10	3,50
Carnivores	1,90	3,50

Si nous comparons les deux colonnes de nombres, nous observons qu'elles ne sont pas tout à fait indentiques, ce qui est naturel, la première n'étant relative qu'à une seule espèce, la seconde étant formée par les moyennes d'un grand nombre d'espèces.

Il est surtout intéressant, pour ne pas faire état de petites variations, de mettre en évidence le grand écart que le régime piscivore entraîne dans les deux cas pour la valeur relative en poids du ventricule. Les piscivores constituent à eux seuls un groupe à part qui s'oppose aux trois autres, peu différents entre eux.

On ne peut qu'être frappé de la similitude des résultats pour le ventricule. Nous avions admis que l'accroissement du ventricule succenturié chez les piscivores était d'ordre mécanique et venait de ce que ces Oiseaux se nourrissent de proies qu'ils avalent tout entières. Comme ces proies sont souvent volumineuses, rigides, elles exigent un grand développement du ventricule succenturié qui permette leur digestion en entier. Or nous avons nourri nos Canards avec des poissons entiers et nous sommes arrivés au même résultat. Il y a donc là un bel exemple d'adaptation au régime. Les photographies que nous joignons rendent d'ailleurs suffisamment compte des différences obtenues (fig. 26, 27, 28, 29).

Relativement au gésier, dont les modifications ne peuvent être que d'ordre mécanique et relatives à la dureté des aliments ingérés, notre expérience ne peut pas être aussi significative que le serait par exemple celle qui consisterait à comparer des granivores et des piscivores.

Toutefois, observons que notre régime végétarien composé d'une purée (farine de maïs, pommes de terre écrasées, pain trempé, feuilles hachées) comportait un faible développement du gésier. En fait, nous trou-

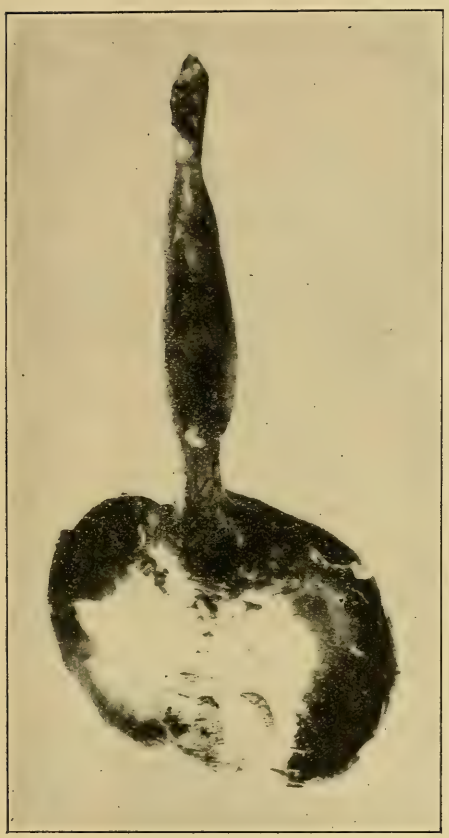


Fig. 27. — Ventricule succenturié et gésier de Canard carnivore (ramené à 1 kilo).

Fig. 28. — Ventricule succenturié et gésier de Canard végétarien (ramené à 1 kilo).

vons pour ces animaux le plus faible nombre, 13,60.

Pour les insectivores, d'un autre côté, nous trouvons un nombre 20,40, moins fort cependant qu'on eût pu l'attendre par comparaison avec le nombre moyen des insectivores (32,70). Or, observons que nos Canards mangeaient des larves de mouche et non des insectes adultes et que, si nous leur comparons les mangeurs de larves (Pic-vert), nous trouvons pour ceux-ci le nombre 17,50, voisin du premier.

Nos piscivores ont pour gésier 16,80, très rapproché de 15,90 moyenne des piscivores naturels.

Pour les carnivores, par contre, notre année d'expériences n'a pas suffi à amener une réduction notable ; le gésier est resté de 23,90, le plus fort de nos nombres. Ce résultat est du reste indentique à celui que Weiss avait déjà obtenu sur ces animaux [91]. Il y aurait lieu de poursuivre l'expérience sur ce point.

Fig. 29. — Ventricule succenturié et gésier de Canard insectivore (ramené à 1 kilo).

La représentation par photographie est, dans le cas présent, très importante. En disséquant, j'ai pris pour chaque estomac une photographie grandeur naturelle. Leur examen montre avec une parfaite évidence le développement caractéristique du ventricule succenturié chez les piscivores. Mais les poids des individus sont différents. Aussi, pour avoir une représentation exacte des modifications apportées par les régimes, est-il nécessaire d'agrandir ou de réduire ces images, de façon à les faire correspondre à celles d'un animal d'un poids donné, un kilogramme par exemple. Il suffit, dans ces conditions, de diviser la longueur de la photographie de l'estomac par la racine cubique du poids de l'animal et de multiplier par 10, racine cubique de 1000, pour obtenir la longueur exacte de cet estomac si l'animal pesait un kilogramme. Les différences constatées par l'examen des photographies ainsi obtenues traduisent les change-

ments de forme et de dimensions apportés par les régimes, et en particulier par le régime piscivore (fig. 26, 27, 28, 29).

Des différences de forme très nettes avaient été définies par nous entre Oiseaux d'espèces différentes et possédant des régimes différents [36]. Dans le cas de notre expérience, comme il s'agit d'Oiseaux de même espèce, la différence de morphologie observée traduit donc exclusivement la variation introduite par le régime piscivore.

Ce procédé d'évaluation est rigoureusement exact. D'ailleurs les modifications ci-dessus apparaissent déjà sans cela. Il suffit en effet de se rapporter aux photographies d'estomacs d'Oiseaux vivant en liberté dans la nature et que nous avons publiées dans une étude antérieure pour se rendre compte que nos images copient assez fidèlement, pour le ventricule succenturié, ce que la nature nous a fourni elle-même [51].

Musculature du Gésier.

Nous avons déjà obtenu des résultats très intéressants pour l'étude en poids du gésier. Son étude morphologique l'est peut-être plus encore par la composition même de cet organe et par l'examen détaillé de sa musculature. Nous nous bornerons ici à signaler les variations dans l'épaisseur de la paroi musculaire, mesurée chez un certain nombre de nos Canards, dans chaque régime.

	Épaisseur de la paroi musculaire du gésier.
Carnivores	$2^{cm},4$
Insectivores	$1^{cm},9$
Piscivores	$1^{cm},7$
Végétariens	$1^{cm},6$

Nous signalerons seulement que ces chiffres sont conformes à ceux que l'on devait attendre de l'examen du poids relatif de l'organe que nous avons donné plus haut. Nous ajouterons de plus que le revêtement corné était bien moins résistant, pour ne pas dire inexistant, chez les piscivores et les carnivores, alors qu'il était plus dur chez les végétariens et les insectivores.

L'Estomac.

Si l'on additionne ensemble les quantités de ventricule et de

gésier par kilo dans les différents groupes donnés par le régime, on obtient le Tableau suivant :

	Poids du corps.	Poids de l'estomac par kilo.
	gr.	gr.
Piscivores	1.417	21,40
Carnivores	1.404	25,80
Végétariens	1.580	15,90
Insectivores	1,502	22,50

Les variations du gésier étant bien plus importantes que celles du ventricule, la somme des deux organes reproduit le même classement que pour le gésier seul. Il n'y a rien de plus à en conclure.

Longueur de l'Intestin grêle.

Dans une expérience portant sur un changement de régime, l'étude de l'intestin doit être au premier plan, puisque cet organe est certainement un des premiers sur lesquels l'aliment peut exercer son influence. J'avais admis que les variations de longueur observées dans les espèces animales étaient la conséquence d'une adaptation à des régimes alimentaires différents [52]. Voyons si j'ai pu en donner la preuve expérimentalement.

L'étude de la longueur de l'intestin chez un animal est chose délicate, car des fautes d'observation sont faciles à commettre. L'opération consiste, pour l'Oiseau en particulier, à mesurer la longueur de l'intestin depuis le gésier jusqu'au cæcum. La pratique de ce travail doit être rigoureusement personnelle : en effet, pour obtenir des résultats comparables, la même main est indispensable, l'intestin devant être, avant toute mensuration, tendu de la même façon. Ce point a une très grande importance, non si les grandeurs des intestins que l'on étudie sont dans le rapport de 1 à 2 ou plus, mais si leurs dimensions sont assez voisines.

Voici les chiffres que nous avons trouvés par les différents individus.

	Poids du corps.	Rapport de la longueur de l'intestin grêle à la longueur du corps $l = \sqrt[3]{P}$.
	gr.	gr.
Piscivores	1.417	17,30
Carnivores	1.40	14,30

Végétariens	1.580	13,70
Insectivores	1.502	12,90

Il ressort de l'examen de ce Tableau que l'intestin des insectivores est nettement raccourci alors que celui des piscivores est le plus long. Le fait que les carnivores et les végétariens ont sensiblement la même longueur intestinale coïncide avec ce que les chiffres nous ont fourni chez les Oiseaux [36].

Gros Intestin.

Par contre, la comparaison de la longueur du gros intestin à la longueur du corps donne des résultats un peu différents dans le détail. Cependant le Tableau suivant montre encore que, nettement, ce sont les végétariens qui ont le plus de gros intestin et que ce sont les Oiseaux qui tirent leur alimentation de la faune qui en ont le moins. Les différences entre les deux groupes sont considérables, ainsi qu'il ressort du petit résumé suivant où les différents gros intestins sont dans le rapport ci-dessous :

	Rapport de la longueur du gros intestin à la longueur du corps $l = \sqrt[3]{P}$.
Végétariens	0,80
Piscivores	0,65
Carnivores	0,60
Insectivores	0,60

Poids de l'Intestin grêle.

Nous venons de voir tout l'intérêt que comportait la mesure de l'intestin. Sa pesée n'est pas moins intéressante. Ce viscère est en effet, en même temps que sécréteur et absorbant, un organe musculeux. L'alimentation peut mécaniquement augmenter ou diminuer l'épaisseur de la tunique musculaire. Afin de nous en rendre compte, nous avons pesé l'intestin une fois débarrasssé des matières qui y adhéraient. C'est une opération délicate, mais nous croyons l'avoir menée à bien. Nous avons fait la moyenne des rapports de ces poids au poids du corps :

	Poids de l'animal.	Poids de l'intestin grêle par kilogr.
	—	—
	gr.	gr.
Piscivores	1.417	10,40
Végétariens	1.580	7,60
Carnivores	1.404	6,90
Insectivores	1.502	6,90

Les végétariens, les carnivores et enfin les insectivores avaient une alimentation qui laisse ou peu de déchets ou des déchets abondants à l'état de bouillie. Les autres ont une nourriture composée de corps durs, poissons, qui se digèrent plus ou moins complètement. Les muscles de l'intestin se développent donc dans ce cas afin de résister à une perforation possible que pourrait occasionner le passage des parties dures.

Surface de l'Intestin.

Passons maintenant à l'étude de la surface intestinale.

Je considère le tube intestinal comme une série de cylindres successifs dont je calcule la surface latérale. Custor [12] évaluait cette surface, l'intestin étalé, tandis que Brants [8] l'obtenait en remplissant l'intestin d'huile et en déduisant la surface du poids d'huile employée. Ces trois méthodes donnent d'ailleurs des résultats identiques comme j'ai pu m'en convaincre.

Les chiffres obtenus ont été rapportés à la surface du corps $S = \sqrt[3]{P^2}$.

	Poids de l'animal.	Surface relative de l'intestin grêle.
	—	—
	gr.	
Végétariens	1.580	2,60
Piscivores	1.417	2,30
Carnivores	1.404	1,50
Insectivores	1.502	1,40

Par conséquent, en examinant la surface intestinale, il ressort que dans les régimes expérimentaux comme dans les régimes naturels, les végétariens ont la plus grande surface intestinale, tandis que les insectivores et les carnivores en possèdent la plus petite. Les piscivores offrent une surface intermédiaire.

Ces résultats très remarquables montrent que les insectivores, en s'adaptant progressivement à leur régime, ont peu à peu

réduit leur intestin. Il est évident par contre que, dans le régime végétarien, l'intestin embarrassé par les déchets de l'alimentation s'allonge plus ou moins suivant la nature des végétaux ingérés, mais, dans tous les cas, s'élargit très nettement.

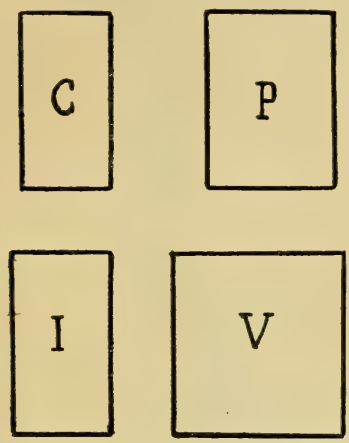


Fig. 30. — Largeur réelle de l'intestin grêle chez les Canards. C, Carnivores; I, Insectivores; P, Piscivores; V. Végétariens.

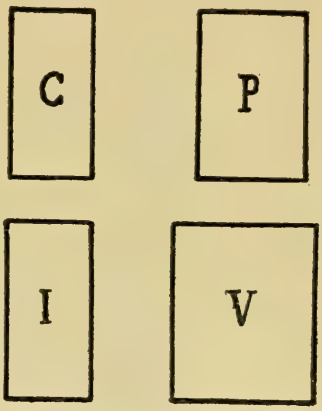


Fig. 31. — Largeur relative de l'intestin chez les Canards. C, Carnivores ; I, Insectivores ; P, Piscivores ; V, Végétariens.

Le fait intéressant est d'avoir obtenu ces modifications par voie expérimentale.

D'ailleurs nos résultats ne sont pas la conséquence d'artifices mathématiques. En effet, nous donnons ici, dans la figure 30, la largeur exacte de l'intestin suivant les différents régimes chez nos Canards. On voit que la différence est trop considérable pour être due à autre chose qu'au régime. En outre, si l'on divise ces largeurs par la racine cubique du poids de l'animal, et si l'on multiplie par 10, racine cubique de 1 000, qui est le poids d'animal que nous adoptons, pour faire des comparaisons valables, on constate que les différences restent les mêmes, comme le montre la figure 31.

Les Cæcums.

Lorsqu'on déroule le tube digestif d'un Oiseau, presque toujours on remarque, généralement assez près de l'ampoule rectale, deux diverticules de forme ovoïde ou tubulaire : ce sont les cæcums.

Il nous a semblé que la meilleure façon d'opérer était d'en prendre la longueur et de la comparer à la longueur du corps afin d'avoir des rapports homogènes. Ainsi les différences

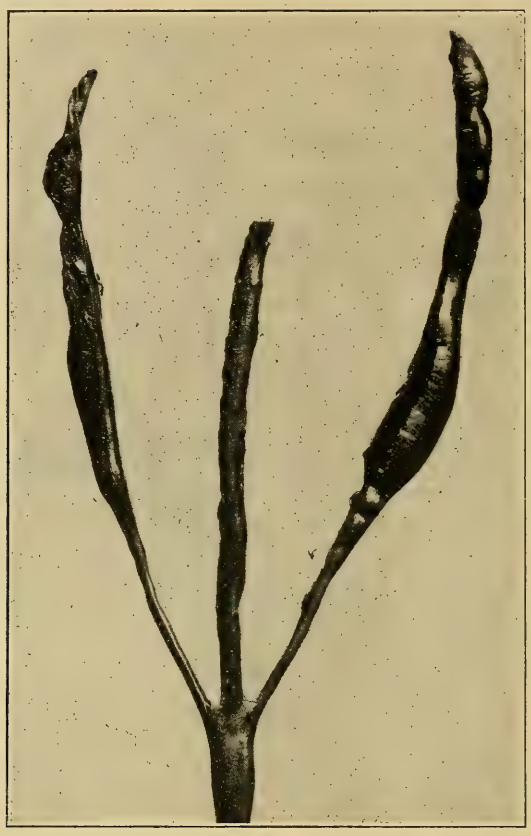


Fig. 32. — Cæcums de Canard végétarien (ramené à 1 kilogramme). Réd. 1/4.

obtenues suivant les divers Oiseaux sont indicatrices de l'influence de tel ou tel facteur biologique.

Les cæcums sont généralement inégaux, le cæcum droit étant plus long que le cæcum gauche. C'est la somme des longueurs de ces deux appendices que nous avons comparée à la longueur du corps. Nous résumons dans le Tableau suivant les résultats auxquels nous sommes parvenus en faisant la moyenne des rapports de la longueur des deux cæcums à la longueur du corps.

	Rapport de la longueur des cæcums à la longueur du corps $l = \sqrt[3]{P}$.
Végétariens	2,60
Piscivores	2,20
Insectivores	2,10
Carnivores	2

De l'étude poursuivie sur l'intestin et sur les cæcums, il ressort que c'est aux régimes granivore et herbivore qu'appartient la plus grande quantité de cæcums et de gros intestin et que c'est au régime carnivore qu'en échoit la plus petite.

Fig. 33. — Cæcums de Canard carnivore (ramené à 1 kilogramme). Réd. 1/4.

Ces conditions peuvent nous amener à penser que les régimes granivore et herbivore surchargent en matières inutiles le tube digestif. Celui-ci réagirait contre cette accumulation de déchets, sous la seule influence mécanique, en agrandissant les cæcums et en allongeant le gros intestin. Par contre le régime tiré de la faune laisse après la digestion peu de résidus; le gros intestin resterait court et les cæcums s'atrophieraient. Les cæcums ne seraient par conséquent que des réceptacles.

Mais si nous considérons comme valable cette indication fournie par les résultats moyens dans lesquels se noient tous les accidents individuels, nous pouvons en retirer en outre une suggestion très importante.

Nous avons à plusieurs reprises été amenés à parler de régi-

mes toxiques et de régimes non toxiques ; il faut préciser que ces définitions étaient faites surtout au point de vue absorption et que leur retentisssement direct avait lieu sur l'intestin grêle.

Fig. 34. — Cæcums de Canard insectivore (ramené à 1 kilogramme). Réd. 1/4.

Il faut ajouter maintenant que plus un régime est producteur de toxines et plus, semble-t-il *a priori*, l'intestin doit être excité à l'évacuation ; cela est parfois vrai : à côté du mal se trouve le remède dans la réaction organique. Cela est vrai notamment pour les carnivores (mangeurs de chair *crue*). Mais un régime peut être à la fois toxique et producteur de déchets résistants à évacuer : c'est le cas des mangeurs de poissons, mollusques et insectes et, à l'intoxication primaire par l'intestin grêle, s'ajoute une intoxication secondaire, par le fait de la stase et de la fermentation dans l'extrémité intestinale ou rectale.

Inversement, un régime peu toxique qui ne raccourcit pas l'intestin grêle peut donner tout de même des produits : acide malique, acide tartrique ou autres, qui excitent les muscles intestinaux à la contraction ; d'où évacuation rapide: ni intoxication primaire, ni intoxication secondaire. C'est le cas des frugivores.

Fig. 35. — Cæcums de Canard piscivore (ramené à 1 kilogramme). Réd. 1/4.

Comme aussi un régime peu toxique, et c'est le cas qui semble le plus naturel, doit avoir pour conséquence une évacuation lente des déchets, pour peu surtout qu'à leur faible excitation s'ajoute une certaine inaptitude au glissement, comme pour les téguments de graines. Dans ce cas la stase rectale est longue ; des fermentations s'y produisent, amenant une intoxication secondaire qui contrarie les bons effets du régime, aperçus au point de vue absorption.

Alors, si le cæcum croît comme le gros intestin et la stase rectale, n'est-il pas à se demander si cet organe, parfois réduit à un tissu glandulaire ou lymphoïde qui fait songer à celui de la rate, ne serait pas un neutralisateur de toxines rectales, un organe chargé d'un rôle évacuateur?

Nous avons pris la photographie des cæcums grandeur naturelle, mais leur comparaison ne permet pas une vue d'ensemble, car les Oiseaux sont de taille par trop différente. Nous avons pensé qu'en réduisant ou en augmentant les représentations photographiques de ces organes de façon à les ramener à celle d'un Oiseau du poids de 1000 grammes par exemple, on se rendrait ainsi mieux compte des coïncidences entre les divers

types. Et s'il n'y a pas identité, les différences traduiront exactement la valeur de l'appendice cæcal dans chaque type.

La série des figures 32 à 35 met sous les yeux d'une manière frappante les variations des cæcums. Ce procédé est rigoureusement exact ; il permet mieux de saisir les différences qui apparaissent déjà dans cet artifice.

Nous avons pensé qu'il pouvait être intéressant de peser les cæcums. Quand ces organes sont brefs, il suffit de les détacher de l'intestin et de les peser tels quels. Longs, il faut les débarrasser des matières qui les gorgent. A cet effet, on les ouvre, les lave et, après les avoir séchés, on les pèse. Nous résumons dans le tableau suivant les résultats obtenus en étudiant les cæcums, après avoir ramené leur poids au kilo d'animal.

	Poids du corps.	Poids des cæcums par kilogr.
	—	—
	gr.	
Végétariens	1.580	1,08
Piscivores	1.417	0,86
Insectivores	1.502	0,83
Carnivores	1.404	0,67

On voit de suite que les chiffres de ce tableau concordent avec ceux que nous avons indiqués plus haut et que nous avons trouvés en comparant la longueur des cæcums à la longueur du corps.

Les enseignements de ce Tableau sont tels que nous les prévoyions vu les variations considérables des longueurs des cæcums.

Le Foie et les Reins.

Si, comme nous l'avons montré, le régime alimentaire exerce une influence caractéristique sur la croissance, la ponte et le tube digestif des Canards, il est à présumer que son action doit être encore plus efficace sur les organes dans leur ensemble, et sur le foie et les reins en particulier.

Le poids relatif du foie varie dans une même classe de Vertébrés avec l'espèce et avec l'individu.

Si l'on étudie le poids de cet organe chez plusieurs individus d'une même espèce, on constate des variations qui ne sont en général pas importantes. Quelques très rares types sont aber-

rants et présentent, soit pathologiquement, soit tératologiquement, des foies ou très gros ou très petits.

Si, par contre, on s'adresse aux espèces, en essayant, s'il est possible, de recueillir pour chaque espèce le poids moyen du foie par l'examen de nombreux individus, on voit de suite que les variations sont très grandes non seulement en valeur absolue, mais aussi et surtout en valeur relative. Chez les Oiseaux le poids relatif du foie varie de 10 à 80 ; chez les Mammifères de 10 à 100.

Par conséquent les variations suivant l'espèce diffèrent des variations individuelles.

En examinant les familles d'Oiseaux, on se rend compte que d'une façon générale les espèces sont composées d'individus possédant le même genre de vie et le même régime. En étudiant le poids relatif du foie dans les espèces de chaque groupe, il ressort que pour chaque groupe les espèces présentent des poids de foie voisins les uns des autres et plus ou moins éloignés des poids obtenus pour les autres groupes [42].

Nous sommes donc amenés à considérer le régime comme le gros facteur de la variation du foie. En effet cet organe est en rapport direct avec les aliments. Ceux-ci, transformés par l'estomac et l'intestin, sont véhiculés, sauf les graisses, par la veine porte et se rendent au foie, qui, à son tour, transforme les produits de la digestion des albuminoïdes, les sucres ainsi que les composés toxiques.

Par conséquent, suivant les différents régimes, le foie est soumis à une activité cellulaire variable. Il est naturel de penser que, suivant l'intensité de la fonction, l'organe s'hypertrophie ou reste petit.

Nous allons nous rendre compte si l'expérience peut reproduire ces modifications chez nos Canards adaptés à quatre régimes divers.

Voici les résultats obtenus en pesant le foie, après saignée de l'animal.

	Poids de l'animal.	Foie par kilogr.	Reins par kilogr.
	gr.		
Canards piscivores	1.417	27,10	8,20
Canards insectivores.....	1.502	23,30	6,80

Canards végétariens.....	1.580	17,50	5,90
Canards carnivores.....	1.404	16,80	6,20

Comparons ces résultats à ceux que nous a donnés l'étude objective du foie et des reins chez les Oiseaux naturels :

	Poids de l'animal. gr.	Foie par kilogr.	Reins par kilogr.
Piscivores.....	345,30	48,4	14,1
Insectivores.....	52,30	34,4	11
Végétariens.....	358,50	22,8	7,7
Carnivores.....	388,70	23,4	8,3

On ne peut qu'être frappé de la similitude des résultats. Dans les deux cas, les piscivores et les insectivores ont un gros foie, les carnivores et les végétariens en ont un petit. Il ne peut être question ici d'adaptation du foie au rayonnement calorique, puisque les individus pèsent tous sensiblement le même poids.

Le foie a un rôle complexe. Il reçoit par la veine porte une grande partie des produits de la digestion, les transforme. Il fabrique l'urée, le glycogène, la bile ; il neutralise les toxines, les ptomaïnes. Vraisemblablement le gros facteur de sa variation est le régime alimentaire.

Les différences de poids observées sont-elles dues à des variations en poids du glycogène, que Lapicque (L. et M.) ont d'ailleurs trouvé en petites quantités dans le foie des Bengalis, ou bien sont-elles le résultat d'une plus ou moins grande hypertrophie du parenchyme hépatique ?

Nous avons montré qu'en faisant jeûner des Oiseaux, de façon à les priver complètement de glycogène, le classement pour le foie reste le même que celui donné par l'étude du foie naturel [38].

	Foie normal par kilogr.	Foie après jeûne par kilogr.	Foie par kilogr. après saignée.
Buse (carnivore).....	12,50	12,70	10,80
Perruche de Madagascar (granivore)...	13,70	15,10	14,10
Mouette rieuse (piscivore).....	54	30	41,50
Hirondelle de cheminée (insectivore)...	57,10	28,55	31,80

Le classement est encore le même, si l'on étudie le foie chez des Oiseaux tués brusquement ou par saignée.

Dans ces conditions, le foie réagit dans son parenchyme.

L'hypertrophie constatée chez les piscivores et les insectivores est donc occasionnée par un excès de travail ou une réaction à l'intoxication alimentaire.

Pour le rein, il est à remarquer que le classement est identique à celui obtenu pour le foie ; les piscivores et les insectivores ayant plus de reins que les carnivores et les végétariens. Ce résultat prouve que ces deux organes réagissent à une même cause, qui ne peut être que l'intoxication due aux régimes alimentaires.

Le fonctionnement du rein est donc lié à celui du foie. Cela est d'accord avec les constatations pathologiques, une lésion hépatique s'accompagnant souvent d'une lésion rénale.

Le Cœur.

Le cœur est sans aucun doute sous la dépendance de plusieurs facteurs. Il ne nous semble pas cependant que cet organe soit en relation avec le régime alimentaire. En tout cas, les rapports seraient certainement assez lointains. Par contre, le cœur est intimement lié à l'effort musculaire.

Nous avons montré [55] que, chez les Oiseaux, l'adaptation à la vie aérienne avait une répercussion très nette sur le poids du cœur.

Chez les espèces qui possèdent une surface alaire suffisamment grande pour permettre le vol plané, on constate que le moteur, représenté par les muscles pectoraux, est faible. En même temps le cœur est petit. Par contre, chez celles où la surface portante est très réduite on voit apparaître le vol ramé. Pour se soutenir dans l'air, ces Oiseaux sont obligés de battre des ailes souvent de façon très rapide. L'effort musculaire est violent ; le moteur est puissant, les muscles pectoraux et le cœur étant très développés.

En un mot, il y a chez les Oiseaux un rapport étroit entre le poids du cœur et l'effort musculaire à effectuer. Quand cet effort est grand, le cœur s'hypertrophie ; quand il est minime ou presque nul, le cœur reste petit.

Or examinons les cœurs chez nos Canards :

	Poids du corps. — gr.	Poids du cœur par kilogr. —
Carnivores	1.404	6,70
Insectivores	1.502	6,70
Végétariens	1.580	6,30
Piscivores	1.417	6,20

Les planeurs, comme les Rapaces nocturnes, qui ont un petit cœur par suite du peu d'efforts qu'ils effectuent pendant le vol, en possèdent $7^{gr},3$ par kilogramme. Par contre, chez les rameurs qui battent violemment des ailes, le poids relatif moyen du cœur atteint 13 grammes. Nous constatons que chez tous les Canards que nous avons étudiés dans le tableau ci-dessus, le cœur est très petit. Or tous ces individus ont perdu l'habitude de voler.

Ils sont adaptés à la vie terrestre, comme le Tinamou par exemple. Ces genres de vie ne nécessitant pas d'efforts musculaires intenses, le cœur est peu volumineux. Alors que les Canards qui volent ont comme les vrais rameurs environ 12 grammes de cœur par kilogramme d'animal, nos Canards, qui sont d'une race ne volant pas, n'ont tous qu'une quantité très réduite de cœur et sensiblement voisine.

Toutes ces constatations viennent à l'appui des lois biologiques que nous avons mises en évidence et qui montrent l'influence réelle de certains facteurs, comme l'effort musculaire, sur le poids du cœur.

Les Poumons.

Dans la nature, les organes sont construits de façon à pouvoir s'adapter aux différents genres de vie et sont susceptibles de se modifier avec eux. Les diverses adaptations organiques sont donc importantes à connaître. Comme elles sont fonction d'un facteur ambiant, on peut espérer dépister l'influence agissante si l'on étudie les modifications organiques que l'on peut constater chez les animaux.

Chez les Oiseaux qui volent, le poids des poumons est lié à l'adaptation à la vie aérienne; petit chez les planeurs, gros chez les rameurs, il est fonction de l'effort musculaire.

Nous avons recueilli les poids des deux poumons chez nos Ca-

nards. Voici les chiffres que nous avons trouvés par kilogramme d'animal :

	Poids du corps. — gr.	Poids du poumon par kilogr. gr.
Piscivores	1.417	7,70
Carnivores	1.404	7,60
Végétariens	1.580	6,20
Insectivores	1.502	5,10

Alors que, chez les Canards qui volent, le poumon est de 15 grammes pour 1 kilogramme d'animal, cet organe ne pèse que de 5 à 7 grammes chez nos Oiseaux d'élevage, parce qu'ils se sont habitués à la vie terrestre.

Ce résultat est intéressant. Chez les Oiseaux qui ne volent plus, comme le Nandou, et qui sont adaptés sans retour à la vie terrestre, le poumon est petit. Chez les espèces qui ont été élevées en cage, comme le Marabout, la Cigogne..., et qui ont perdu la faculté de voler, la réduction du poids des poumons est frappante et se rapproche de celle que l'on observe chez le Nandou. Enfin les Oiseaux qui vivent le plus souvent à terre et ne possèdent qu'un vol de courte durée offrent des poumons qui ne sont pas plus pesants que ceux des planeurs.

Sang, Rate, Plumes, Pancréas.

Nous allons résumer dans un dernier Tableau les chiffres que nous avons recueillis sur le sang, la rate, le pancréas et la plume au cours de nos dissections de Canards :

	Poids par kilogr. de :			
	Pancréas. — gr.	Rate. — gr.	Sang. — gr.	Plumes. — gr.
Végétariens	1,60	0,47	56,90	63,20
Carnivores	2,40	0,42	47	43,40
Insectivores	2,10	0,39	41,60	59,20
Piscivores	2,95	0,30	41,30	58,60

Nous remarquerons de suite que le pancréas est le plus gros chez les piscivores et le plus petit chez les végétariens.

Le classement est le même que celui que nous avons obtenu en étudiant le foie. Ici encore les deux organes varient dans le même sens, montrant la loi qui lie les variations de ces deux viscères à sécrétion interne et externe.

Pour la rate, le sang et les plumes, les résultats obtenus sont consignés dans le Tableau ci-dessus sans que nous puissions rien conclure de précis, particulièrement pour la rate qui est un organe dont le poids varie trop facilement.

CONCLUSIONS

Le régime est donc un grand facteur d'évolution. Nos recherches nous ont montré quelle importance il faut attribuer aux propriétés chimiques et à l'influence mécanique des aliments. De plus, elles nous prouvent qu'un animal omnivore est capable de supporter et de vivre normalement avec un régime composé d'une seule sorte d'aliments.

Pour le tube digestif, il y a lieu d'édicter maintenant de façon nette les lois suivantes :

1. Les régimes composés de végétaux accroissent de façon considérable la surface du tube digestif. Pour les régimes carnés ou constitués par des insectes ou des poissons, la surface intestinale est réduite. La longueur de l'intestin est la plus courte chez les insectivores.

2. Les cæcums et le gros intestin subissent les mêmes variations suivant l'alimentation employée. Ils sont le plus développés chez les végétariens et le moins chez les carnivores.

3. Le poids de l'intestin est le plus élevé chez les animaux qui se nourrissent de proies rigides, par suite de l'épaississement de la paroi musculaire. Le fait était net pour les piscivores, bien que leur surface intestinale ne fût pas la plus grande.

4. Le poids et la surface du ventricule succenturié s'accroissent d'autant plus que les Oiseaux recherchent des proies volumineuses. Ce résultat n'est que la conséquence d'une action mécanique. Les piscivores nous en ont fourni un bel exemple.

L'action mécanique des aliments se fait donc sentir dans les différentes portions du tube digestif et elle nous permet de bien discerner l'importance diverse de chacune d'elles.

Passons en revue maintenant l'action chimique des aliments. C'est d'abord le foie qui se modifie et subit de profondes transformations. Le régime piscivore et le régime insectivore l'hypertrophient considérablement, alors que chez les carnivores et les

végétariens, il est presque deux fois moins volumineux. Il faut bien préciser que le régime carné et le régime végétal, qu'on oppose si souvent l'un à l'autre et dont la composition chimique est si différente, ont tous deux provoqué une diminution du poids du foie, et nous noterons que, contrairement à ce qui est admis, mais, ce qui concorde avec nos observations sur les Oiseaux, les végétariens n'ont pas plus de foie que les carnivores.

Nous ajouterons que les reins subissent des modifications identiques sous l'influence des divers régimes. Ils réagissent quand l'aliment est composé de poissons ou d'insectes par une augmentation de volume très caractéristique. Et cela doit attirer notre attention sur la toxicité du régime, car le foie et les reins sont des émonctoires et leur hypertrophie semble répondre aux exigences de la nature afin de débarrasser l'organisme de tous les déchets que fournissent ces régimes.

Nous voyons donc que les régimes piscivores et insectivores sont les plus mauvais, puisqu'ils demandent un surcroît de travail aux organes pour arriver au même résultat, c'est-à-dire pour faire vivre l'être vivant. La viande, de son côté, ne semble pas un aliment inférieur aux végétaux et même, en ce qui concerne la ration, la croissance et la ponte, elle semble de beaucoup préférable. Il ne faut pas oublier cependant que nous n'avons abordé le problème du chimisme et par conséquent de la toxicité des aliments que par un côté, et il y aurait peut-être lieu de rechercher si d'autres organes que le foie ou le rein ne réagissent au régime carné, tels que la peau par exemple.

Un dernier exemple de l'influence du chimisme de l'aliment sur l'organisme est la variation identique du foie et du pancréas que nous avons pu reproduire.

Enfin nos observations sur le cœur et les poumons sont venues confirmer que ces organes sont bien liés, chez les Oiseaux, à l'effort musculaire.

Et ce qui doit prédominer dans nos conclusions, c'est que les lois que nous mettons en lumière s'appliquent autant aux régimes expérimentaux qu'aux régimes naturels.

Pour être plus complète, notre étude aurait dû trancher deux points que nous avons dû laisser de côté. Ce sont : la question

des caractères acquis et par conséquent de l'hérédité, et l'étude régulière des variations, c'est-à-dire la recherche progressive des modifications apportées par un changement de régime. Cette dernière étude se trouverait réalisée si nous avions pu sacrifier de temps à autre quelques-uns de nos sujets à des dates diverses pendant toute la durée de l'expérience, afin de posséder la progression dans l'hypertrophie ou la réduction des organes. Malheureusement, dans de telles recherches, il est indispensable de conserver précieusement tout individu en vue des observations à effectuer, *le plus tard possible*, sur les modifications dues au régime et afin d'être sûr de posséder un nombre suffisant de sujets lors des dissections.

Nous dirons cependant que nous avons étudié les jeunes Canards morts au cours de l'expérience. Dans ces conditions leur examen ne présentait que peu d'intérêt. Retenons cependant que déjà chez les jeunes piscivores le ventricule succenturié avait subi des modifications en poids, comme le montre le Tableau suivant :

Poids du corps.	Jours de vie.	Poids du ventricule succenturié par kilogr.
	Piscivores.	
gr.		
95	29	11,50
118	38	11
150	47	12
	Insectivores.	
195	31	9,70
315	39	8,20
178	41	7,80
	Carnivores.	
94	30	9,50
150	42	7,40
	Végétariens.	
66	38	7,50
92	48	7,60
95	48	3,60

Il ressort de l'examen de ce Tableau que l'action mécanique de l'aliment constitué par des poissons entiers s'est fait sentir de très bonne heure et que déjà, au bout d'un mois, le poids du ventricule s'est considérablement accru. Nous ferons

remarquer que dans l'ensemble le poids relatif du ventricule succenturié est presque triple, chez le jeune Canard, de celui de l'adulte. Nous avons montré qu'il en était ainsi des organes chez les animaux et chez l'homme. Plus l'animal est jeune et plus il possède proportionnellement d'organes.

Il nous reste à dire un mot de l'hérédité. Nous avons tenté de nombreuses incubations, pour lesquelles nous avons d'ailleurs échoué. Quelle en est la cause? Est-ce stérilité du mâle? Est-ce absence de fécondation? Nous nous rallierons à cette seconde hypothèse, car l'examen des mâles adultes que nous avons disséqués nous a montré la présence de testicules normaux. Il y a donc lieu de reprendre l'expérience sur ce point et d'essayer d'obtenir des éclosions afin d'étudier l'hérédité. Les caractères acquis par une première génération se transmettent-ils aux autres générations? Nous le croyons, mais le fait est à démontrer.

BIBLIOGRAPHIE

1. Babak. — Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der Nahrung auf die Länge des Darmkanals. *Centralbl. für Physiol.*, Bd. XXIII, 1905.
2. Beneke. — Ueber die Länge und Capazität des menschlichen Darmkanals. *Sitzungsber*, n° 7, oct. 1879.
3. Bloch. — Des variations de longueur de l'intestin. *Bull. Soc. Anthrop.*, t. V, 1904.
4. de Bothlingk. — Variations du poids de certains organes au cours de l'inanition complète (*Arch. des Sc. biol. de Saint-Pétersbourg*, t. IX, 1902).
5. Bouchard. — Leçons sur les auto-intoxications dans les maladies. Paris, 1887.
6. Brandes. — Ueber den Einfluss veränderter Ernährung auf die Struktur des Vogelsmagens. Leopoldina, V, 32, 1896.
7. Brandes. — Ueber den vermeintlichen Einfluss veränderter Ernährung auf die Struktur des Vogelmagens. *Biolog. Centralbl.*, Bd. XVI, 1896.
8. Brants. — De bettrekkelijke grootte der Afdeelingen van het spijsverteringskanaal by zoogdieren en vogels. *Academ. Proefschr.* Utrecht, 1881.
9. Buffon. — Histoire naturelle, 1749-1789.
10. Carus. — Lehrbuch der vergleich. Zootomie, Leipzig, 1834.
11. Crampe. — Vergleichende Untersuchungen über das variiren des Darmlänge und in der Grösse der Darmschleimhautfläche bei Tieren einer Art. *Arch. für Anat. u. Phys.* (Reichert), 1872.
12. Custor. — Ueber die relative Grösse des Darmkanals und des hauptsächlichsten Körpersystems beim Menschen und Wirbeltieren. *Arch. für Anat. u. Phys.*, 1873.
13. Cuvier. — Leçons d'Anatomie comparée. Paris, 1835.
14. Cuvier. — Le règne animal distribué d'après son organisation. Les Oiseaux. Paris, 1836-1849.
15. Dreike. — Ein Beitrag zur Kenntniss der Länge des Menschlichen Darmkanals. Inaug. Dissertat. Dorpat, 1891.
16. Eberth. — Ueber die Follikel in der Blinddärmen der Vögel. *Würzb. Naturw. Zeitsch.* t. II, 1861.
17. Gadow. — Versuch einer vergleichenden Anatomie der Verdauungs systems des Vögel.
18. Gadow. — On the taxonomic value of the intestinal convolutions in birds. *Proceed. of the zoolog. Soc. of Lond.*, 1889.
19. Galton. — Natural inheritance. Londres, 1889.
20. Gegenbaur. — Manuel d'Anatomie comparée, Tr. fr. Paris, 1874.
21. Grober. — Uber Massenverhältnisse am Vogelherzen (*Arch. für d. Ges. Physiol.*, t. CXXV).
22. Henning. — Ueber die vergleichende Messung der Darmlänge. *Centralbl. f. med. Wissensch.*, 1881.
23. Holmgren. — Physiologiske undersokninger öfver dufvans magar Aftryck ur Upsala Läkare förenings Förhandlinger. Upsala, 1867.
24. Holmgren. — Om Köttätande dufvor. Upsala Läkare förenings Förhandlinger. Upsala, 1872.
25. Home. — Lectures on comparative Anatomy. Londres, 1814.
26. Houssay. — Variations expérimentales. Études sur six générations de poules carnivores. *Arch. de Zool. exp. et gén.*, t. VI, série 4, 1907.

27. Landois. — Ueber ein anatomisches Unterscheidungsmerkmal zwischen Haushund und Wolf. *Morpholog. Jahrb.*, Bd. IX, 1881.
28. Luchsch-Czernowitz. — Zur Aetiologie der Darmverschlingung. *Verhandl. deutsch. pathol. Gesellsch.*, sept. 1905.
29. Macartney. — An account of an appendix to the small intestine of birds. *Philos. Trans.*, 1811.
30. Macgillivray. — On the Anatomy of Vertebrates. 1866.
31. Macgillivray. — Observations on the digestive organs of birds. *Magazine of Zool. and Botan*, V, 1.
32. Magnan (A.). — Influence du régime alimentaire sur l'intestin des Oiseaux. *C. R. A. S.* (20 juin 1910).
33. Magnan (A.). — Sur une certaine loi de variation du foie et du pancréas chez les Oiseaux. *C. R. A. S.*, 11 juillet 1910.
34. Magnan (A.). — Influence du régime alimentaire sur le gros intestin et les cæcums des Oiseaux. *C. R. A. S.*, 29 mai 1911.
35. Magnan (A.). — Sur la variation inverse du ventricule succenturié et du gésier chez les Oiseaux. *C. R. A. S.*, 12 juin 1911.
36. Magnan (A.). — Le tube digestif et le régime alimentaire des Oiseaux. Paris, Hermann, 1911. *Coll. de Morph. dyn.*
37. Magnan (A.). — La surface digestive du ventricule succenturié et la musculature du gésier chez les Oiseaux, *C. R. A. S.*, 24 juillet 1911.
38. Magnan (A.). Le régime alimentaire et la variation du foie chez les Oiseaux, *C. R. de l'Ass. f. p. l'Av. des Sc.*, Congrès de Dijon, 1911.
39. Magnan (A.). — Morphologie des cæcums chez les Oiseaux en fonction du régime alimentaire. *Ann. des Sc. Nat. Zool.*, série 9, t. XIV, 1911.
40. Magnan (A.). — Documents relatifs à l'alimentation naturelle des Oiseaux. Paris, Hermann, 1911.
41. Magnan (A.). — La surface totale de l'intestin chez les Oiseaux. *C. R. de la Soc. de Biol.* (9 décembre 1911).
42. Magnan (A.). Le foie et sa variation en poids chez les Oiseaux. *Bull. Mus. Hist. natur.*, 1911.
43. Magnan (A.). Le poids des reins chez les Oiseaux. *Bull. Mus. Hist. nat.*, 1911.
44. Magnan (A.). De la quantité de plumes chez les Oiseaux carinatés, *Bull. Mus. Hist. nat.*, 1911.
45. Magnan (A.). — Recherches organométriques sur le Balbuzard fluviatile (Pandion haliaetus. Cuv.). *Bull. du Mus. d'Hist. Nat. de Paris*, 1911.
46. Magnan (A.). — Le régime alimentaire et la longueur de l'intestin chez les Mammifères. *C. R. A. S.*, 15 janvier 1911.
47. Magnan (A.). — La surface de l'intestin chez les Mammifères. *C. R. A. S.* 29 janvier 1912.
48. Magnan (A.). — Le cæcum chez les Mammifères. *C. R. A. S.*, 12 février 1912.
49. Magnan (A.). — Contribution à l'étude de l'alimentation naturelle des Mammifères. *Bull. du Mus. d'Hist. Nat.*, 1912.
50. Magnan (A.). — Le poids de l'estomac chez les Mammifères. *C. R. A. S.* 4 mars 1912.
51. Magnan (A.). — Essais de Morphologie stomacale en fonction du régime alimentaire chez les Oiseaux. *Ann. des Sc. Nat. Zoologie*, série 9, t. XV, 1912.
52. Magnan (A.). — Les rapports organiques des Mammifères et des Oiseaux. *C. R. du Congrès des Soc. savantes.* Paris, 1912.
53. Magnan (A.). — La quantité de sang chez les différents groupes d'Oiseaux. *Bull. Mus. Hist. natur.*, 1912.
54. Magnan (A.). — Influence de différents régimes alimentaires sur la croissance des Truites arc-en-ciel. *Bull. du Mus. d'Hist. Natur.*, 1912.

55. Magnan (A.). — Le poids des muscles pectoraux et le poids du cœur chez les Oiseaux. *C. R. de l'Ass. f. p. l'av. des Sc.*, Congrès de Nîmes, 1912.
56. Magnan (A.). — Le rapport du poids du foie au poids du corps chez les Mammifères. *C. R. des S. de la Soc. de Biol.*, 23 nov. 1912.
57. Magnan (A.). — Le poids du foie après saignée chez les Oiseaux. *Bull. du Mus. d'Hist. Nat.*, 1912.
58. Magnan (A.). — Variations du poids des reins après saignée totale chez les Oiseaux. *Bull. du Mus. d'Hist. Nat.*, 1912.
59. Magnan (A.). — Rapports entre la puissance du vol et le développement des poumons chez des Oiseaux. *Bull. du Mus. d'Hist. Nat.*, 1912.
60. Magnan (A.). — Sur les adaptations diverses des poumons chez les Oiseaux. *Bull. du Mus. d'Hist. Nat.*, 1912.
61. Magnan (A.). — Modifications organiques consécutives chez les Oiseaux à l'absence de vol. *Bull. du Mus. d'Hist. Nat.*, 1912.
62. Magnan (A.). — Le rapport du poids du foie à la surface du corps chez les Mammifères. *C. R. des S. de la Soc. de Biologie*, 30 nov. 1912.
63. Magnan (A.). — Le poids relatif des reins chez les Mammifères. *C. R. des S. de la Soc. de Biologie*, 7 déc. 1912.
64. Magnan (A.) — Le cœur et sa variation en poids chez les Mammifères. *C. R. des S. de la Soc. de Biologie*, 14 déc. 1912.
65. Magnan (A.) — Le poids des poumons chez les Mammifères. *C. R. des S. de la Soc. de Biologie*, 21 déc. 1912.
66. Magnan (A.), Variations du poids de la rate chez les Mammifères. *C. R. des S. de la Soc. de Biologie*, 1er fév. 1913).
67. Magnan (A.) — Observations anatomiques sur les Dauphins. *C. R. des S. de la Soc. de Biologie*, 11 janv. 1913.
68. Magnan (A.) — Recherches organométriques sur les Mammifères. *Journal de Phys. et Path. gén.*, 15 janv. 1913.
69. Magnan A. — Recherches sur l'alimentation naturelle et le tube digestif des Mammifères. *Ann. des Sc. Nat. Zool.*, 9e s. t. XVI, 1913.
70. Maumus. — Les cæcums des Oiseaux. *Ann. des Sc. Nat.*, année 77, série 8, t. XV.
71. Maurel. — Rapport du poids du foie au poids total de l'animal. *C. R. A. S.*, 1er décembre 1902, 1002. *Id.* Rapport du poids du foie à la surface totale de l'animal. *C. R. A. S.*, 2 février 1903, 316.
72. Meckel. — System der vergleichenden Anatomie. Halle, 1821-1831.
73. Milne-Edwards. — Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée de l'homme et des animaux, 1857-1881.
74. Mühlmann. — Ueber das Gewicht et die Länge des menschlichen Darms in verschiedenen Alter. *Anatom. Anz.*, t. XVIII, 1900.
75. Noe. — Recherches sur la vie oscillante (thèse pour le doctorat en médecine). F. Alcan, 1903.
76. Oppel. — Der Magen der Vögel. Merkel-Bonnet, Ergebn. d. Anatom., Bd. VII, 1897.
77. Oppel. — Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Iena, 1897.
78. Owen. — Comparative Anatomy and Physiology of Vertebrates, Londres, 1866-1868.
79. Quetelet. — Lettres sur la théorie des probabilités appliquées aux sciences morales et politiques. Bruxelles, 1846.
80. Revilliod. — Influence du régime alimentaire sur la croissance et la structure du tube digestif. *Rev. Suisse de Zool.*, t. XVI, 1908.
81. De Lariboisière. — Recherches organométriques en fonction du régime alimentaire sur les Oiseaux. Coll. de Morph. dyn. Paris, Hermann, 1910.

82. Richet. — Poids du cerveau, du foie et de la rate des Mammifères. *Arch. de Physiol.*, 1894, 233-246.
83. Robinson. — Sur la longueur de l'intestin grêle. *Medical Record*, 12 août 1905).
84. Rolssenn. — Ein Beitrag zur Kentniss der Langenmasse des deutschen Darms. *Inaug. Diss. Dorpat*, 1890.
85. Roudkoff. — L'influence de la nourriture sur la grandeur et la forme de l'appareil digestif ainsi que sur la croissance des animaux d'une même espèce (russe). Saint-Pétersbourg, 1882.
86. Schepelmann. — Auf die gestaltende Wirkung versch. Ernährung auf die Organe der Gans. *Arch. f. Entw. Mechanik.* Bd. XXI et XXIII, 1907.
87. Siebold et Stannius. — Lehrbuch der vergleich. Anatomie. Berlin, 1846.
88. Strohl. — Le poids relatif du cœur et l'effet des grandes altitudes. Étude comparative sur deux espèces de Lagopède, habitant l'une les hautes Alpes, l'autre les plaines de Laponie (*C. R. Ac. des Sc.*, 17 mai 1910).
89. Taneretzky. — Beiträge zur Anatomie des Darmkanals. *Mem. Ac. Sc.* Saint-Pétersbourg, t. XXVIII, 1881.
90. Tiedemann. — Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Heidelberg, 1810-1814.
91. Weiss. — Sur l'adaptation fonctionnelle des organes de la digestion. *C. R. Soc. de Biol.*, 1901.
92. Wiedersheim. — Lehrbuch der vergleischenden Anatomie der Wirbeltiere. Iena, 1886.
93. Yung. — De l'influence du régime alimentaire sur la longueur de l'intestin chez les larves de *Rana esculenta*. *C. R. Ac. des Sc.*, Paris, 7 nov. 1904.

APPENDICE

DONNÉES NUMÉRIQUES

Ration en poids.

SEMAINES.	PISCIVORES.			VÉGÉTARIENS.			INSECTIVORES.			CARNIVORES.		
	Poids de ration quotidien.	Poids des individus.	Nombre d'individus.	Poids de ration quotidien.	Poids des individus.	Nombre d'individus.	Poids de ration quotidien.	Poids des individus.	Nombre d'individus.	Poids de ration quotidien.	Poids des individus.	Nombre d'individus.
	gr.	gr.		gr.	gr.		gr.	gr.		gr.	gr.	
1re (27 mai 1911)...	200	536	5	200	427	5	120	479	5	150	553	5
2e.....	300	866	5	250	581	5	250	1.035	5	240	982	5
3e.....	360	865	4	300	724	5	320	1.316	4	300	1.297	4
4e.....	360	960	3	300	661	4	360	1.190	3	400	1.702	4
5e.....	360	797	2	170	721	4	360	1.352	2	400	1.994	3
6e.....	360	1.096	2	200	627	2	400	1.742	2	500	2.867	3
7e.....	400	1.487	2	210	720	2	400	2.135	2	600	3.535	3
8e.....	400	1.725	2	200	928	2	400	2.365	2	600	4.150	3
9e.....	400	1.985	2	220	1.090	2	400	2.450	2	600	4.825	3
10e.....	420	2.030	2	200	1.228	2	400	2.530	2	600	5.285	3
11e.....	450	2.060	2	210	1.420	2	400	2.605	2	600	5.420	3
12e.....	460	2.185	2	250	1.575	2	150	1.005	1	600	5.610	3
13e.....	500	2.345	2	250	1.620	2	200	1.200	1	600	5.740	3
14e.....	510	2.450	2	250	1.810	2	200	1.365	1	600	5.740	3
15e.....	500	2.748	2	270	2.020	2	200	1.440	1	600	5.610	3
16e.....	500	2.650	2	280	2.295	2	200	1.480	1	500	3.788	2
17e.....	550	2.609	2	300	2.255	2	200	1.434	1	500	3.720	2
18e.....	600	2.775	2	300	2.589	2	250	1.493	1	500	3.780	2
19e.....	600	2.847	2	320	2.759	2	250	1.582	1	500	3.925	2
20e.....	600	2,985	2	350	2,897	2	250	1,595	1	500	3.940	2

21e.....	600	3.160	2	350	3.081	2	250	1.680	1	500	4.065	2
22e.....	625	2.938	2	400	3.025	2	200	1.540	1	350	3.725	2
23e.....	550	3.000	2	400	3.000	2	250	1.730	1	300	4.010	2
24e.....	500	3.065	2	400	2.995	2	250	1.700	1	300	3.945	2
25e.....	450	3.049	2	410	2.953	2	250	1.711	1	300	3.920	2
26e.....	400	3.223	2	400	2.965	2	200	1.715	1	300	4.000	2
27e.....	400	2.987	2	400	3.055	2	200	1.695	1	300	3.870	2
28e.....	400	3.083	2	400	2.982	2	200	1.685	1	300	3.880	2
29e.....	400	3.125	2	400	2.917	2	200	1.680	1	310	3.860	2
30e.....	400	3.278	2	400	3.176	2	200	1.653	1	300	3.901	2
31e.....	420	3.355	2	400	3.067	2	200	1.652	1	300	4.205	2
32e.....	420	3.390	2	250	1.899	1	200	1.640	1	350	3.927	2
33e.....	400	3.325	2	250	1.965	1	200	1.597	1	400	4.098	2
34e.....	390	2.950	2	270	1.955	1	200	1.550	1	400	4.070	2
35e.....	400	2.990	2	250	1.921	1	200	1.512	1	300	4.118	2
36e.....	410	3.011	2	245	1.815	1	200	1.600	1	300	3.661	2
37e.....	400	2.969	2	260	1.939	1	190	1.470	1	350	4.215	2
38e.....	400	3.002	2	260	1.970	1	200	1.468	1	350	4.090	2
39e.....	400	2.939	2	261	1.890	1	200	1.503	1	300	4.031	2
40e.....	400	2.946	2	278	2.055	1	220	1.713	1	325	4.376	2
41e.....	400	2.974	2	279	2.004	1	200	1.708	1	325	4.330	2
42e.....	400	2.919	2	241	1.971	1	200	1.587	1	300	4.463	2
43e.....	400	2.840	2	240	1.967	1	200	1.590	1	300	4.327	2
44e.....	390	2.719	2	230	1.750	1	200	1.473	1	300	4.411	2
45e.....	400	2.891	2	228	1.780	1	200	1.545	1	300	4.290	2
46e.....	400	2.962	2	204	1.580	1	200	1.523	1	300	4.120	2
47e.....	400	2.730	2	217	1.640	1	200	1.340	1	350	3.762	2
48e.....	390	2.670	2	215	1.695	1	200	1.457	1	300	3.803	2

	PONTE ET POIDS DES ŒUFS.			
	Piscivores.	Carnivores.	Insectivores.	Végétariens.
	gr.	gr.	gr.	gr.
17 décembre 1911..	55,40	»	»	»
18 — ..	60,35	»	»	»
19 — ..	60,70	»	»	»
20 — ..	61,50	»	»	»
21 — ..	53,50	»	»	»
22 — ..	54,70	»	»	»
23 — ..	59,30	»	»	»
24 — ..	60,40	66,80	»	»
25 — ..	60	69,40	»	»
26 — ..	56,80	71,30	»	»
27 — ..	58	70,70	»	»
28 — ..	55,80	»	»	»
29 — ..	»	69	»	»
30 — ..	60,40	»	»	»
31 — ..	58	»	»	»
1er janvier 1912...	60,50	»	»	»
2 — ...	60	»	»	»
3 — ...	»	»	»	»
4 — ...	59,30	»	»	»
5 — ...	56,80	»	»	»
6 — ...	58	»	»	»
7 — ...	58,80	»	»	»
8 — ...	57.90	»	»	»
9 — ...	»	»	»	»
10 — ...	57,20	»	»	»
11 — ...	57,20	»	»	»
12 — ...	»	»	»	»
13 — ...	53,50	»	»	»
14 — ...	»	69,10	»	»
15 — ...	»	»	»	»
16 — ...	»	»	«	»
17 — ...	»	»	»	»
18 — ...	»	»	»	»
19 — ...	»	73,20	»	67,20
20 — ...	»	82,30	»	»
21 — ...	»	»	»	»
22 — ...	»	72,40	»	»
23 — ...	»	»	»	»
24 — ...	»	»	»	»
25 — ...	»	»	»	»
26 — ...	»	»	»	»
27 — ...	»	»	»	»
28 — ...	»	»	»	»
29 — ...	»	»	»	»
30 — ...	»	»	»	»
31 — ...	»	»	»	»
1er février 1912...	60,50	»	»	»
2 — ...	60	»	«	»
3 — ...	61,90	»	»	»
4 — ...	»	»	»	»
5 — ...	»	63,10	»	»
6 — ...	»	69,20	»	»

			Ponte et poids des œufs.			
			Piscivores.	Carnivores.	Insectivores.	Végétariens.
			gr.	gr.	gr.	gr.
7	février	1912...	»	72,20	»	»
8	—	...	»	»	»	»
9	—	...	»	»	»	»
10	—	...	»	»	»	»
11	—	...	»	»	»	»
12	—	...	»	»	»	»
13	—	...	»	»	»	»
14	—	...	»	»	»	»
15	—	...	»	73,20	»	»
16	—	...	»	»	»	»
17	—	...	»	»	»	»
18	—	...	»	»	»	»
19	—	...	»	79	»	»
20	—	...	»	»	»	»
21	—	...	»	»	»	»
22	—	...	»	»	»	»
23	—	...	»	»	»	»
24	—	...	»	»	»	»
25	—	...	»	»	»	»
26	—	...	»	»	»	»
27	—	...	»	70,30	»	»
28	—	...	»	»	»	»
29	—	...	»	»	»	»
1er	mars	1912...	»	»	»	64,20
2	—	...	»	76,20	»	60,20
3	—	...	»	»	»	56,80
4	—	...	»	76	»	»
5	—	...	59,30	85,70	»	59,20
6	—	...	»	81,50	»	»
7	—	...	»	»	»	»
8	—	...	60,20	»	»	»
9	—	...	61,70	»	»	»
10	—	...	62,20	»	»	«
11	—	...	58	»	«	»
12	—	...	57,70	72,80	»	»
13	—	...	»	»	»	»
14	—	...	53,50	85,50	»	«
15	—	...	57,20	83,50	»	»
16	—	...	58	81,70	»	»
17	—	...	55,30	»	»	»
18	—	...	59,30	92	»	»
19	—	...	58.90	»	55,80	64,40
20	—	...	57,80	82,50	»	59,20
21	—	...	59,50	»	»	»
22	—	...	59,20	»	»	66,40
23	—	...	54	85,80	»	»
24	—	...	»	85,40	»	»
25	—	...	51,20	91	»	61,50
26	—	...	56,65	»	»	»
27	—	...	»	»	»	»
28	—	...	»	81	»	»
29	—	...	55	»	»	»

			Ponte et poids des œufs.			
			Piscivores.	Carnivores.	Insectivores.	Végétariens.
			gr.	gr.	gr.	gr.
30	mars	1912...	»	»	»	»
31	—	...	»	»	»	»
1er	avril	1912...	»	79,80	»	»
2	—	...	»	»	»	»
3	—	...	»	89,40	»	»
4	—	...	»	»	»	»
5	—	...	»	»	»	»
6	—	...	»	»	»	63,10
7	—	...	»	»	»	»
8	—	...	»	»	»	»
9	—	...	»	»	»	75,85
10	—	...	»	»	»	»
11	—	...	»	74,20	»	63,80
12	—	...	»	»	»	»
13	—	...	»	»	»	»
14	—	...	»	»	»	»
15	—	...	»	»	»	»
16	—	...	»	75	»	»
17	—	...	»	»	»	»
18	—	...	»	72	»	66,40
19	—	...	»	»	»	»
20	—	...	»	77,30	»	»
21	—	...	»	76,90	»	»
22	—	...	»	»	»	48,60
23	—	...	»	82,30	68,30	53,80
24	—	...	»	»	64,20	»
25	—	...	62,10	»	»	»
26	—	...	62,70	81,10	»	»
27	—	...	61,80	84,20	57,30	58
28	—	...	62	78,50	»	51,30
29	—	...	»	»	61,20	»
30	—	...	65	»	60,10	58,30
1er	mai	1912...	59,60	»	63,50	»
2	—	...	»	72	»	»
3	—	...	55,70	82	60,50	»
4	—	...	57,80	»	»	»
5	—	...	»	83,30	76,50	»
6	—	...	»	»	52,50	»
7	—	...	»	»	»	»
8	—	...	»	»	»	»
9	—	...	»	82,30	»	»
10	—	...	»	»	»	»
11	—	...	»	»	»	»
12	—	...	»	»	»	»
13	—	...	»	»	»	»
14	—	...	»	»	»	71
15	—	...	»	86	»	»

Poids et dimensions des organes.

	CARNIVORE.	VÉGÉTARIEN.	INSECTIVORE.	PISCIVORE.	PISCIVORE.
	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
Poids du corps.....	1.404	1.580	1.502	1.652	1.182
— du foie.....	24,10	27,80	35,10	48	29,80
— des reins.....	8,60	9,35	9,50	13,40	9,90
— du cœur.....	9,50	10,10	10,20	8,10	8,90
— des poumons...	10,80	9,90	7,80	13,80	8,50
— de la rate.....	0,60	0,75	0,60	0,50	0,35
— du pancréas....	3,50	2,55	3,20	4,40	3,85
— des plumes.....	61	100	90	115	78
— du ventricule succenturié ...	2,70	3,75	3,20	7,70	5,50
— du gésier.....	33,60	21,60	30,70	28,80	30,20
	cm.	cm.	cm.	cm.	cm.
Longueur de l'intestin grêle	161	159	148	209	178
	cq.	cq.	cq.	cq.	cq.
Surface de l'intestin grêle	193,2	365,7	192,4	313,5	284,8
	cm.	cm.	cm.	cm.	cm.
Longueur du gros intestin.....	6,8	9,5	7,4	8,5	7
Longueur des cæcums.....	10,5-12	16-14,5	11,5-12,5	12,3-13,6	12,3-13,3
	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
Poids de l'intestin grêle	9,70	12,14	10,50	18	15,10
Poids du gros intestin.	1,05	2,10	1,70	1,80	1,50
— des cæcums....	0,95	1,72	1,25	1,60	1,15
— du sang.....	66,10	90	62,50	57	57

Rapport des organes au poids du corps, à la longueur $l = \sqrt[3]{P}$ *ou à la surface* $S = \sqrt[3]{P^2}$.

	CARNIVORE.	VÉGÉTARIEN.	INSECTIVORE.	PISCIVORE.	PISCIVORE.
	gr.	gr,	gr.	gr.	gr.
Poids du corps.....	1.404	1.580	1.502	1.652	1.182
— du foie.....	16,80	17,50	23,30	29	25,20
— des reins.....	6,30	5,90	6,20	8,10	8,30
— du cœur.....	6,70	6,30	6,70	4,80	7,50
— des poumons...	7,60	6,20	5,10		7,40
— de la rate.....	0,42	0,47	0,39	0,30	0,29
— du pancréas....	2,40	1,60	2,10	2,60	3,20
— des plumes.....	43,4	63,20	59,20	51,40	65,90
— du ventricule succenturié ...	1,90	2,30	2,10	4,60	4,60
— du gésier.....	23.90	13,60	20,40	16,80	25,50
Longueur de l'intestin grêle	14,30	13,70	12,90	17,70	16,90
Surface de l'intestin grêle	1,50	2,60	1,40	2,20	2,50
Longueur du gros intestin.....	0,6	0,80	0,60	0,70	0,60
Longueur des cæcums.	2	2,60	2,10	2,10	2,40
Poids de l'intestin grêle.....	6,90	7,60	6,90	10,80	10
Poids du gros intestin.	0,74	1,30	1,10	1,08	0,99
— des cæcums....	0,67	1,08	0,83	0,96	0,76
— du sang.....	47	56,90	41,60	34,50	48,20

Croissance en poids.

SEMAINES.	INSECTIVORES.		CARNIVORES.			VÉGÉTARIENS.		PISCIVORES.	
	1.	2.	1.	2.	3.	1.	2.	1.	2.
	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
1re (27 mai 1911).	60	145	114	121	145	87	109	79	76
2e	231	269	232	178	290	124	143	222	190
3e	377	415	335	290	497	184	165	265	260
4e	475	533	515	330	675	216	177	378	342
5e	634	718	682	457	855	272	182	435	362
6e	822	920	965	742	1.160	405	222	592	504
7e	1.045	1.090	1.220	965	1.350	465	255	782	705
8e	1.185	1.180	1.480	1.185	1.485	613	315	928	797
9e	1.280	1.170	1.715	1.540	1.570	740	360	1.030	955
10e	1.305	1.225	1.875	1.835	1.575	830	398	1.025	1.005
11e	1.265	1.340	1.915	1.900	1.605	935	485	1.090	970
12e		1.005	1.965	2.000	1.645	1.025	550	1.150	1.035
13e		1.200	1.875	2.165	1.700	1.005	615	1.210	1.135
14e		1.365	1.820	2.205	1.715	1.135	675	1.212	1.238
15e		1.440	1.700	2.200	1.710	1.320	700	1.370	1.378
16e		1.480		2.135	1.653	1.435	860	1.350	1.300
17e		1.434		2.087	1.633	1.382	873	1.324	1.285
18e		1.493		2.105	1.675	1.655	934	1.397	1.378
19e		1.582		2.195	1.730	1.702	1.057	1.434	1.413
20e		1.595		2.200	1.740	1.817	1.080	1.484	1.503
21e		1.680		2.295	1.770	1.880	1.201	1.465	1.695
22e		1.540		2.185	1.540	1.875	1.150	1.315	1.623
23e		1.730		2.290	1.720	1.900	1.200	1.330	1.670
24e		1.700		2.290	1.655	1.895	1.100	1.355	1.710
25e		1.721		2.298	1.622	1.883	1.070	1.329	1.720
26e		1.715		2.320	1.680	1.875	1.090	1.472	1.751
27e		1.695		2.230	1.640	2.020	1.035	1.332	1.655
28e		1.685		2.240	1.640	1.925	1.057	1.385	1.698
29e		1.680		2.260	1.600	1.845	1.072	1.330	1.795
30e		1.653		2.326	1.575	2.035	1.141	1.428	1.850
31e		1.652		2.635	1.570	1.955	1.112	1.400	1.955
32e		1.640		2.347	1.580	1.899		1.390	2.000
33e		1.597		2.480	1.618	1.695		1.415	1.910
34e		1.550		2.505	1.565	1.955		1.270	1.680
35e		1.512		2.550	1.568	1.921		1.290	1.700
36e		1.600		2.191	1.470	1.815		1.357	1.654
37e		1.470		2.665	1.550	1.939		1.339	1.630
38e		1.468		2.507	1.583	1.970		1.400	1.602
39e		1.503		2.501	1.530	1.890		1.320	1.619
40e		1.713		2.636	1.740	2.055		1.401	1.545
41e		1.708		2.570	1.760	2.004		1.395	1.579
42e		1.587		3.683	1.780	1.971		1.394	1.525
43e		1.590		2.557	1.770	1.967		1.300	1.540
44e		1.473		2.600	1.811	1.750		1.248	1.471
45e		1.545		2.510	1.780	1.780		1.400	1.491
46e		1.523		2.520	1.685	1.580		1.400	1.562
47e		1.495		2.270	1.492	1.640		1.235	1.495
48e		1.457		2.311	1.492	1.695		1.280	1.390
49e		1.502		2.183	1.404	1.580		1.182	1.650

Croissance en poids.

Semaines.	1.	2.	3.	4.	5.
	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
Carnivores.					
1re (27 mai 1911)....	145	77	121	114	96
2e.....	290	137	178	232	145
3e.....	»	175	290	335	497
4e.....	»	182	330	515	675
5e.....	»	»	457	682	855
Piscivores.					
1re.....	145	100	105	76	110
2e.....	222	145	160	190	149
3e.....	265	»	135	260	205
4e.....	378	»	«	342	240
5e.....	435	»	»	362	»
Insectivores.					
1re.....	96	60	91	87	145
2e.....	207	331	172	156	269
3e.....	304	377	220	»	415
4e.....	»	475	182	»	533
5e.....	»	634	»	»	718
Végétariens.					
1re.....	74	73	87	84	109
2e.....	112	79	124	123	143
3e.....	130	110	184	135	165
4e.....	»	117	216	151	177
5e.....	»	110	272	157	182

ÉTUDES
SUR LES LÉMURIENS
I
LE LARYNX ET LE PHARYNX
ANATOMIE COMPARÉE ET ANATOMIE MICROSCOPIQUE

Par Max KOLLMANN et Louis PAPIN

INTRODUCTION

Le groupe des Lémuriens renferme des animaux remarquables à bien des points de vue. Jadis rapprochés des Singes en raison de leur adaptation si prononcée à la vie arboricole, on a dû reconnaître qu'ils n'avaient rien de commun avec les Primates, sinon une ressemblance par convergence en somme assez superficielle; alors, passant d'un extrême à l'autre, les zoologistes se sont avisés qu'ils présentaient des affinités bien réelles, cette fois, avec un groupe tout à fait primitif, les Insectivores. Et cependant, tout en admettant ces relations, la plupart des ouvrages classiques continuent à les étudier immédiatement avant les Singes.

La répartition géographique des Lémuriens est non moins remarquable. La grande île de Madagascar est évidemment, au moins à l'époque actuelle, leur véritable patrie. Deux familles, d'ailleurs très affines, les Indrisidés et les Lémuridés, y sont largement représentées; une troisième, les Chiromyidés, ne comprend qu'un seul type, *Chiromys madagascarensis*, sensiblement différent des précédents par une adaptation dentaire très spéciale. D'ailleurs, les débris fossiles de Lémuriens sont très abondants à Madagascar (G. Grandidier, 1901).

Mais ce n'est pas tout. Dans toute l'Afrique, sauf dans la région méditerranéenne et saharienne, sont répandus les représentants du genre *Galago*, constituant à lui seul la famille des Galagidés. Ces animaux sont assez différents par leurs caractères anatomiques pour qu'on ait constitué pour eux une famille nouvelle, bien que, par leur apparence extérieure, ils ressemblent beaucoup à certains Lémuridés (*Microcebus*, *Chirogale*).

La famille des Nycticébidés a une répartition géographique très remarquable. Tandis que *Perodicticus* se trouve en Afrique occidentale, *Nycticebus*, qui lui est cependant allié, vit dans l'Inde.

Enfin la famille des Tarsiidés, qui comprend le seul genre *Tarsius*, est propre à l'Inde et aux Célèbes. Ajoutons d'ailleurs que beaucoup d'auteurs considèrent les Tarsiens comme constituant un groupe spécial, différent des Lémuriens proprement dits, et plus généralisé. Il n'en est pas moins vrai qu'ils se rapprochent des véritables Lémuriens et qu'en conséquence il est intéressant de les étudier avec eux.

Telle est la classification généralement admise aujourd'hui et la répartition géographique du groupe qui nous occupe. Évidemment les Lémuriens, tels qu'ils nous apparaissent aujourd'hui, se présentent comme les derniers survivants d'un groupe beaucoup plus important et d'une distribution plus homogène.

Dans ces conditions, on doit s'attendre à ce que les types des diverses familles présentent des différences anatomiques importantes. Certainement, tous les Lémuriens ont en commun un habitus externe assez uniforme. Cependant on peut s'étonner de voir réunis dans un même groupe *Nycticebus* de l'Inde et *Perodicticus* de l'Afrique orientale. Une ressemblance par convergence ne masquerait-elle pas des différences anatomiques importantes? L'incertitude qui a régné longtemps sur la position systématique du genre *Galago* est assez caractéristique.

C'est en cherchant à nous faire une idée des caractères anatomiques de chaque famille que nous avons constaté que notre connaissance de l'anatomie des Lémuriens est assez rudimentaire. Le travail de A. Grandidier et A. Milne-Edwards est resté inachevé. Seuls les Indrisidés ont été passés en revue ; les plan-

ches des Lémuridés ont seules été publiées. D'ailleurs, cet ouvrage devait uniquement porter sur les Lémuriens de Madagascar, et d'autre part nous croyons que la méthode monographique employée par ces auteurs a décidément fait son temps. C'est la méthode comparative qu'il faut employer.

Nous avons donc essayé d'examiner quelques-uns des grands appareils dans toute la série des Lémuriens. C'est le premier résultat de notre travail que nous publions ici.

Le matériel d'étude est fort rare. Néanmoins nous avons pu, en réunissant les matériaux du laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum et du laboratoire de Mammalogie, nous procurer des pièces appartenant à des représentants de toutes les familles. Nous saisissons cette occasion de remercier vivement M. Ed. Perrier, directeur du Muséum et du laboratoire d'Anatomie comparée, et M. Trouessart, professeur au Muséum, directeur du laboratoire de Mammalogie, d'avoir bien voulu mettre ces matériaux d'étude à notre disposition.

Enfin, l'absence de matériel fixé d'après les techniques histologiques les plus perfectionnées se faisait fortement sentir. Aussi devons-nous adresser nos plus sincères remerciements à notre ami, M. René Viguier, maître de conférences de botanique coloniale à la Sorbonne, qui a bien voulu nous rapporter d'un voyage à Madagascar plusieurs Lémuriens vivants, dont la possession nous a été extrêmement précieuse.

PREMIÈRE PARTIE

HISTORIQUE

PHARYNX

Le pharynx des Lémuriens n'a donné lieu à aucun travail d'ensemble, et même les travaux généraux sur le pharynx des Mammifères n'en font le plus souvent pas mention (par exemple Waldeyer, 1896). Cependant, quelques auteurs ont accessoirement signalé des particularités diverses du pharynx de certains Lémuriens; nous rappellerons leurs observations quand le moment sera venu.

Dans l'ensemble, on sait que le pharynx des Lémuriens est divisé nettement en deux régions : le *naso-pharynx* et le *bucco-pharynx*, par le rétrécissement de l'*isthme naso-pharyngien*. Ce dernier s'est mis en quelque sorte à la mesure de l'ouverture du larynx. Le bord de l'épiglotte coïncide assez exactement avec le bord libre du voile du palais. Il en résulte que les voies aériennes sont pratiquement continues et séparées des voies digestives. Celles-ci sont bifurquées au niveau du larynx et représentées en ces points par les espaces compris à droite et à gauche (sinus rhomboïdaux) entre le larynx et les parois latérales du pharynx.

Gegenbaur (1892) a examiné le voile du palais de quelques Lémuriens et constaté certaines différences intéressantes. Chez *Otolicnus* (*Galago*), les piliers postérieurs sont relativemement forts : au contraire, chez *Lemur*, ils sont moins développés. Chez *Stenops* (*Loris*) l'amygdale palatine est fixée sur une surface à peu près plane ; celle de *Lemur varius* Is. Geoff. est logée dans une sorte de niche qui se creuse au centre d'une sorte de poche. Les deux poches symétriques de droite et de gauche sont séparées par un épaississement du voile qui s'étend en arrière vers le bord libre et les piliers postérieurs. Ces dispositions sont particulièrement accentuées chez *Otolicnus*, où la poche est très rétrécie et très profonde, et le bourrelet médian spécialement développé.

Ces dispositions sont intéressantes, d'après Gegenbaur, surtout en ce qu'elles sont en rapport avec la différenciation de la musculature du voile, les parties saillantes correspondant généralement à un développement particulier des muscles.

Enfin, Gegenbaur signale chez *Chiromys* (d'après Owen, 1863) un grand développement de la musculature dans la partie moyenne du voile. Un court et faible repli médian représenterait un rudiment de luette.

LARYNX

La bibliographie du larynx des Lémuriens est très pauvre. Un certain nombre d'auteurs ont signalé diverses particularités du larynx de ces animaux, mais un seul travail d'ensemble est à retenir dans cet exposé historique : celui d'Albrecht (1896), d'autant plus intéressant qu'il a porté non seulement sur les Lémuriens, mais sur la plupart des groupes de Mammifères. Dans une certaine mesure les travaux de Göppert (1894), et de Zuckerkandl (1900) nous fourniront également quelques données intéressantes.

L'épiglotte est fort développée chez les Lémuriens. Rien n'indique, dit Albrecht, que cet organe soit en voie de régression ; bien au contraire, il pénètre profondément dans le larynx, et s'étend fort loin en arrière, au point que les cartilages corniculés sont, chez *Lemur mongoz* L., situés en dedans de ses bords latéraux. Son bord inférieur est toujours très épais et constitue même, chez *Lemur catta* L., un véritable tubercule épiglottique. Ce grand développement de l'épiglotte a pour conséquence le raccourcissement des replis aryténo-épiglottiques.

Antérieurement cependant, Gegenbaur (1892) avait montré chez *Galago* la pénétration du tissu glandulaire dans la base de l'épiglotte, premier symptôme de régession de cet organe. Göppert (1894), un peu plus tard, constata que cette disposition est très fréquente, il la retrouva chez *Stenopse* et *Nycticebus*. Chez tous ces animaux, l'épiglotte, primitivement étendue vers l'arrière jusqu'à l'aryténoïde, est envahie tout le long de son bord inférieur par des follicules glandulaires. Il en résulte la destruction partielle de ce bord libre dont il ne persiste plus que des

nodules isolés. Le plus constant est le *cartilage de Wrisberg*, toujours contenu dans le repli ary-épiglottique latéral et soudé en arrière à l'aryténoïde ou plutôt au cartilage corniculé [*Otolicnus* (*Galago*) *crassicaudatus* E. Geoff.]. Ce processus de régression est particulièrement incomplet chez *Stenops tardigradus* (*Loris gracilis* E. Geoff.), où le cartilage épiglottique reste toujours uni à l'aryténoïde. C'est là une disposition très primitive.

Nous ne pourrons que confirmer, en les complétant, ces données apportées par Göppert. De plus, l'examen de Lémuriens d'espèces assez variées a permis à cet auteur de pressentir un autre fait remarquable. On a vu que le cartilage de Wrisberg est produit par la destruction partielle du bord libre de l'épiglotte ; ce cartilage est contenu dans un repli ary-épiglottique latéral qui existe en effet chez *Galago, Stenops*, *Nycticebus*, etc. Chez les *Lemurs* le cartilage de Wrisberg n'existe plus, mais le repli ary-épiglottique latéral s'est modifié ; il est devenu un repli *ary-thyroïdien*. Et, bien que la partie que Göppert désigne sous ce nom ne soit pas le vrai repli ary-thyroïdien, mais la *bande ventriculaire,* le fait en lui-même ne laisse pas que d'être fort exact. Nous aurons, bien entendu, à y revenir.

La disposition du *muscle thyro-aryténoïdien* est fort importante et suffit d'après Albrecht à expliquer les diverses particularités qui nous restent à signaler. Ce muscle est unique et fusionné avec le crico-aryténoïdien latéral chez les Mammifères inférieurs (Monotrèmes, Marsupiaux). Chez *Lemur* (de même que chez les Ongulés, les Rongeurs) il est divisé en deux faisceaux, l'un supérieur (muscle thyro-aryténoïdien supérieur), l'autre inférieur (thyro-aryténoïdien inférieur). Le développement relatif de ces deux muscles peut varier assez largement selon les types, et il en résulte des modifications remarquables. Les insertions sont intéressantes à examiner. Albrecht n'en parle pas, mais Zuckerkandl, qui les a examinées dans *Chiromys*, les décrit de la façon suivante : le supérieur recouvre la partie ventrale de l'inférieur et forme une bandelette courte mais large, qui s'insère, d'une part exactement au-dessus du processus musculaire, dans une fossette de la paroi latérale de l'aryténoïde (fossette hémisphérique) et d'autre part sur la face

interne du thyroïde, partie au-dessus, partie au-dessous du muscle inférieur. Le thyro-aryténoïdien inférieur, ou *muscle vocal*, se détache de la face latérale de l'apophyse vocale (mais non de sa pointe) et s'insère à l'angle du thyroïde juste au-dessus de son bord caudal. Ces insertions sont intéressantes à considérer, car si on les compare à celles du muscle thyro-aryténoïdien de l'homme, on est amené à conclure que ce dernier est homologable uniquement au thyro-aryténoïdien inférieur des Lémuriens. Et en effet, chez l'homme, le thyro-aryténoïdien *supérieur* n'existe pas normalement. Ce qui vient renforcer cette conclusion, c'est qu'il se montre parfois à titre d'anomalie.

Eh bien, le développement de ces deux muscles permet, dans la conception d'Albrecht, d'expliquer les particularités du larynx des Lémuriens. Le thyro-aryténoïdien inférieur est contenu partiellement dans la corde vocale (corde vocale proprement dite = corde vocale inférieure) qui ne manque jamais.

Le thyro-aryténoïdien supérieur détermine au-dessus de la corde vocale une saillie plus ou moins volumineuse à laquelle Albrecht donne le nom de *pli musculaire* ou de *bande musculaire*. Il ne faut pas confondre cette bande avec la bande ventriculaire de l'homme (corde vocale supérieure des auteurs), puisque en effet le muscle thyro-aryténoïdien supérieur, caractéristique de cet organe, manque totalement chez l'homme. Cette bande ventriculaire, nous la retrouvons chez les Lémuriens sous la forme d'un repli muqueux, mince et saillant chez *Lemur varius*, mais qui peut s'abaisser, s'élargir et finalement se confondre avec le bord libre de la bande musculaire chez d'autres espèces (*Lemur catta* L.). Ces variations dans le développement de la bande ventriculaire peuvent s'expliquer, d'après Albrecht, par le développement relatif du muscle aryténo-thyroïdien supérieur ; on conçoit en effet que l'augmentation du volume de ce muscle, et par conséquent de la bande musculaire, soit de nature à absorber, en quelque sorte, un simple repli muqueux situé immédiatement au-dessus. Il en est d'ailleurs de même du repli aryténo-épiglottique inférieur, qui diminue peu à peu.

On conçoit, d'autre part, que le fusionnement, variable suivant les types, de ces diverses parties entre elles et aussi avec la

corde vocale modifie beaucoup la forme du ventricule, qui peut même arriver à disparaître.

Telle est à peu près la conception qui se dégage des travaux comparatifs d'Albrecht, de Göppert, et, dans une moindre mesure, de Zuckerkandl. Un certain nombre d'autres auteurs ont plus ou moins accessoirement fait allusion à la structure du larynx de divers Lémuriens ; mais comme il ne s'en dégage aucune donnée générale, nous renverrons l'analyse de leurs travaux à la partie spéciale de ce travail. Dans cet historique général nous n'avions d'autre but que de montrer l'état actuel de la question.

DEUXIÈME PARTIE

I. — TARSIIDÉS

(*Tarsius spectrum* Pallas = *T. tarsius* Erxl.).

PHARYNX

On ne trouve dans la bibliographie aucun renseignement sur le pharynx du Tarsier.

Ainsi que nous l'avons dit dans l'historique, le naso-pharynx est complètement séparé du bucco-pharynx par suite du rétrécissement de l'isthme naso-pharyngien. Le voile du palais est en effet très développé : épais, glanduleux et musculaire en avant, il est, au contraire, aminci, transparent, purement membraneux dans la région postérieure (fig. I, *m.*) qui vient en contact avec l'épiglotte. Le bord libre, de forme demi-circulaire, est cependant légèrement épaissi et constitue un faible bourrelet (*b.*) qui se perd en arrière dans la paroi dorsale du pharynx. C'est là tout ce que nous pouvons considérer comme représentant les *piliers postérieurs*. Les *piliers antérieurs* ne sont d'ailleurs pas beaucoup mieux développés; c'est à peine s'ils sont extérieurement individualisés. Il n'y a ni luette ni trace de muscle. Pourtant, la région médiane de la partie membraneuse du voile est constituée par un tissu conjonctif un peu plus condensé (fig. I), visible par transparence et qui présage en quelque sorte l'apparition d'un épaississement médian et d'une

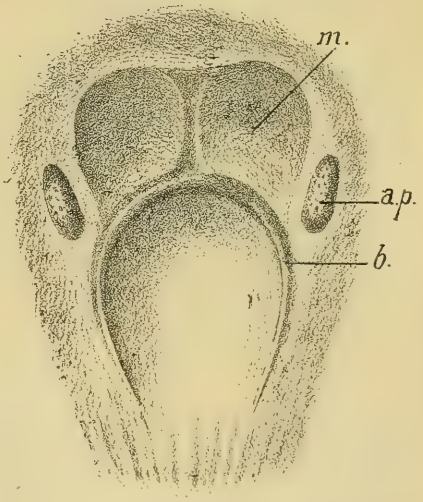


Fig. I. — *Tarsius spectrum.* — Pharynx ; *m*, zone membraneuse du voile du palais ; *b.*, bord libre du voile représentant les piliers postérieurs ; *a.p.*, amygdale palatine. L'espace compris entre la zone *m.* et l'amygdale *a.p.*, représente le pilier antérieur.

luette différenciée. Enfin, ajoutons que l'épiglotte nous a semblé être intranariale, autant du moins que l'examen d'un animal conservé depuis longtemps dans l'alcool et fortement macéré nous a permis de nous en rendre compte. C'est d'ailleurs l'opinion de Howes et Duckworth (1912). En tout cas, l'ouverture du naso-pharynx est exactement de l'ordre de grandeur de celle du larynx et ces deux ouvertures coïncident sensiblement. Il en résulte que la séparation des voies aériennes et digestives est en fait presque complète, et c'est là un caractère général chez les Lémuriens.

L'individu que nous avons eu à notre disposition n'était pas assez bien conservé pour que nous ayons pu trouver des organes lymphoïdes autres que l'*amygdale palatine* (fig. I. *a.p.*). Celle-ci est de forme demi-cylindrique, allongée et située à la limite de la zone membraneuse du voile du palais ; elle est de structure compacte. Sa surface, assez régulière, présente un grand nombre de petits orifices, donnant accès dans des cavités peu profondes, simples diverticules de l'épithélium. Aucune grande cavité ne rappelle la fosse rétro-amygdalienne qui a complètement disparu.

Au total, le pharynx du Tarsier est remarquable par son indifférenciation, avec laquelle contraste l'état d'évolution plus avancée de l'amygdale.

LARYNX

Le larynx de *Tarsius spectrum* est intéressant en raison de ses dispositions primitives, d'ailleurs quelque peu différentes de celles que nous trouverons chez d'autres Lémuriens. Nous y trouverons une nouvelle preuve de cette idée, qui tend à s'imposer, que les Tarsiers ne sont pas de véritables Lémuriens, mais bien plutôt les représentants d'un groupe particulier, d'une organisation plus primitive et plus généralisée. C'est pourquoi nous commençons par l'étude de cet animal.

Disposition générale (fig. II). — L'épiglotte est peut-être intranariale comme Howes et Duckworth l'ont déjà signalé. Son bord antérieur est recourbé, ses bords postérieurs sont paral-

lèles. Elle pénètre assez profondément dans la cavité du larynx et s'y termine par un bord libre et glandulaire qui n'est autre qu'une *bande ventriculaire* (*b. v.*). Le cartilage épiglottique est relié au thyroïde, à droite et à gauche de la ligne médiane, par deux tractus cartilagineux qui lui sont intimement soudés (fig. II). Entre ces deux tractus, se trouve une fossette assez profonde : c'est la « fovea centralis » de Albrecht. Sur les côtés, l'épiglotte est reliée au thyroïde par une bande conjonctive et surtout glandulaire. En arrière enfin, elle s'unit à l'aryténoïde par un repli *ary-épiglottique latéral* (*p. a. l.*), à la face interne duquel font saillie deux cartilages recourbés en arrière en forme d'arc et qui sont le *cartilage de Wrisberg* et le *cartilage de Santorini* (fig. II, *c. w.*, *c. c.*).

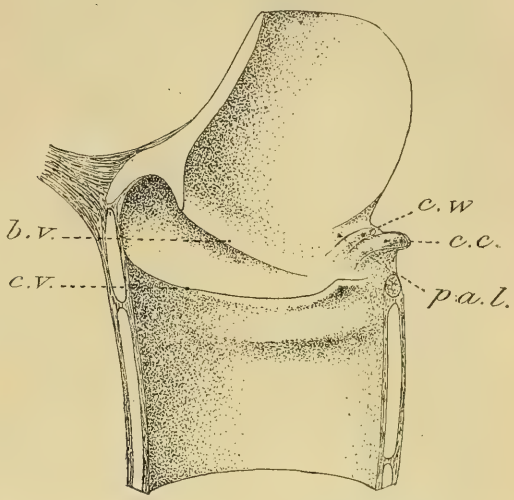


Fig. II. — *Tarsius spectrum.* — Coupe presque sagittale du larynx, côté droit; *b.v.*, bande ventriculaire; *c.w.*, cartilage de Wrisberg; *c.c.*, cartilage corniculé (ou de Santorini); *r*, repli aryténo-épiglottique; *p.a.l*, pli ary-épiglottique latéral.

La région aryténoïdienne étant très allongée, il en résulte que la corde vocale (*c. v.*) est courte : elle est d'ailleurs mince, purement membraneuse, soutenue cependant sur son bord interne par un petit faisceau ligamentaire assez compact. Au-dessus d'elle, se trouve le bord inférieur libre de l'épiglotte. Si on admet avec Albrecht que la *bande ventriculaire* n'est autre chose que le bord inférieur de l'épiglotte individualisé en quelque sorte par la pénétration des glandes dans le cartilage épiglottique, on peut considérer ce bord inférieur de l'épiglotte du Tarsier comme représentant *effectivement* la bande ventriculaire. Il convient alors de remarquer que la disposition du Tarsier est extrêmement primitive.

Dans ces conditions, l'ouverture comprise entre la corde vocale et la bande ventriculaire donne accès dans une cavité qui n'est autre que le ventricule de Morgagni ; c'est ce que Duckworth appelle l'appendice du larynx. Ce ventricule, étroit en arrière, plus large en avant, s'insinue vers le haut entre le thyroïde et l'épiglotte. C'est même cette disposition qui individualise nettement la bande ventriculaire (fig. IV, *v.*).

Remarquons en passant que ce ventricule présente des rapports qui le rapprochent sensiblement du ventricule de l'homme.

L'interprétation des diverses parties du larynx du Tarsier, telle que nous la donnons ici, pourrait sembler peut-être un peu discutable, mais la suite, et particulièrement l'étude des cartilages, montrera qu'elle est justifiée.

Cartilage épiglottique et cartilages annexes (fig. III). — L'épiglotte renferme une forte lamelle formée de cartilage élastique bien typique, sur la nature et la signification duquel nous reviendrons. Un peu au-dessus de son bord inférieur, libre dans la cavité du larynx, les glandes, très développées, ont envahi à peu près complètement le cartilage. Ici, nous saisissons, en quelque sorte sur le fait, le mode de formation de la bande ventriculaire.

L'aryténoïde (*a.*) est formé de cartilage hyalin ; ce qui nous intéresse ici, c'est qu'il est surmonté par une masse de cartilage élastique, parfaitement identique à celui de l'épiglotte. Il y a d'ailleurs *continuité* parfaite entre les deux tissus. Ce nodule cartilagineux élastique se divise en trois branches. L'une, assez allongée et cylindrique, se dirige en haut et en avant vers le bord libre de l'épiglotte, c'est-à-dire vers la bande ventriculaire, dans laquelle il pénètre et qu'il parcourt sur une certaine longueur (*b. v.*). D'abord homogène à son origine, ce tractus cartilagineux est ensuite plus ou moins envahi par des formations glandulaires, mais une série de nodules espacés le relient très nettement au cartilage épiglottique. En arrière de ce tractus, s'en détachent deux autres en forme d'arcs de cercle concentriques dirigés vers l'arrière. C'est eux que nous avons vus faire saillie à la face interne du repli ary-épiglottique latéral. Eux aussi sont formés de cartilage élastique. En un mot, il y

a continuité de tissu entre ces trois tractus qui se détachent d'une sorte de nodule élastique qui coiffe l'aryténoïde ; d'autre part, il y a presque continuité entre le tractus antérieur et l'épiglotte. La figure III, dressée par reconstitution graphique d'après une série de coupes, permettra de saisir au premier coup d'œil tous les détails compliqués que nous venons longuement d'exposer.

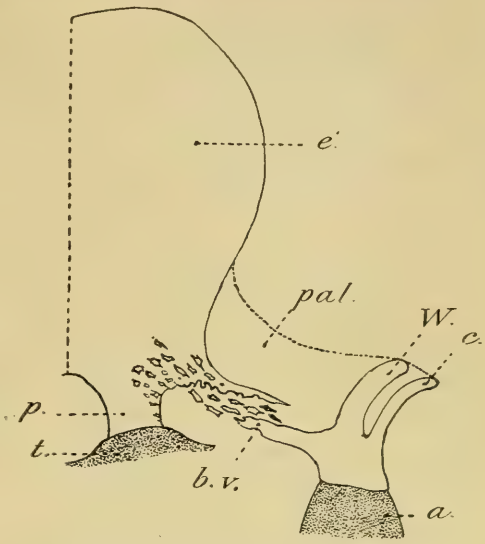


Fig. III. — *Tarsius spectrum.* — Reconstruction demi-schématique du cartilage épiglottique et de ses dérivés ; *e.*, épiglotte ; *W.*, cartilage de Wrisberg ; *c.*, cartilage corniculé (ou de Santorini) ; *b.v.*, bande ventriculaire ; *pal.*, pli aryténo-épiglottique latéral ; *p.*, pont cartilagineux reliant l'épiglotte au thyroïde *t.* ; *a.*, aryténoïde.

Reste à interpréter ces dispositions, et à justifier les noms que nous avons donnés aux divers replis du larynx du Tarsier. L'anatomie comparée et l'embryologie (Gegenbaur, 1892; Göppert, 1894) ont montré que, primitivement, l'épiglotte est reliée à l'aryténoïde par un tractus cartilagineux. Dans le cours du développement, tant ontogénétique que phylogénétique, ce tractus se sépare de l'épiglotte à la suite de l'envahissement du tissu cartilagineux par les formations glandulaires; de plus, il se segmente en un certain nombre de nodules dont les plus constants sont le cartilage de Wrisberg et le cartilage corniculé (ou de Santorini). Ce sont là des témoins, qui persistent dans les tissus comme la preuve de l'ancien développement du cartilage épiglottique. Or, il est évident que les trois tractus que nous venons de décrire chez le Tarsier ne sont qu'une partie de l'épiglotte séparée par des formations glandulaires. Dans ces conditions, le cartilage *c.* peut être homologué à un cartilage corniculé, le cartilage *W.* à un cartilage de Wrisberg. En conséquence, le repli *p. a. l.* qui relie l'épiglotte à l'aryté-

noïde est bien un repli ary-épiglottique latéral, puisque ce repli, *par définition*, contient le cartilage de Wrisberg.

Nous désignerons le tractus *b. v.* sous le nom de cartilage de la bande ventriculaire. Il est en effet évident que le bord libre de l'épiglotte est homologable à une bande ventriculaire : elle répond en effet nettement à la définition d'Albrecht (1897) : le bord inférieur libre de l'épiglotte isolé par la pénétration des glandes dans le cartilage.

On a signalé (Citelli, 1904, 1905) des nodules cartilagineux sésamoïdes dans la bande ventriculaire de l'homme. Il n'est pas douteux que ces nodules ne soient homologues au cartilage de la bande ventriculaire du Tarsier; d'ailleurs, Citelli, interprétant dans ce sens les observations de Göppert, ajoute qu'ils existent aussi chez les Primates, les Lémuriens et les Carnivores. Il ajoute que ces cartilages sésamoïdes sont vraisemblablement les homologues du tractus cartilagineux qui unissait chez les ancêtres des Mammifères le cartilage de Morgagni (Wrisberg) à l'épiglotte. Comme nous venons de le voir, point n'est besoin de remonter aux ancêtres des Mammifères; le Tarsier présente, à ce point de vue, des dispositions aussi primitives qu'on peut le désirer.

Remarques sur la structure du cartilage épiglottique. — Avant d'aller plus loin, nous devons faire quelques remarques sur la structure de l'épiglotte et des cartilages qui en sont dérivés. Tous sont identiquement constitués par un cartilage *élastique* du type le plus normal et le plus pur, identique à celui qu'on décrit, par exemple, dans le pavillon de l'oreille (1). Des divergences de vues sur lesquelles nous aurons à revenir se sont élevées entre les auteurs au sujet de la nature du cartilage épiglottique, tant dans l'adulte que dans l'embryon, et aussi dans les divers types de Mammifères, étudiés comparativement. Gegenbaur (1892) puis Göppert (1894) considéraient l'épiglotte comme formée au début, tant dans l'ontogénie que dans la phylogénie, de cartilage hyalin ; plus tard, ce cartilage se transformerait plus ou moins complètement par dégénérescence adipeuse en cartilage graisseux. Ultérieurement d'ailleurs, Göppert a reconnu la nature

(1) La figure 10, Pl. VI, qui se rapporte à *Galago* donne une bonne idée du cartilage épiglottique du Tarsier.

élastique de l'épiglotte de divers Mammifères. Plus récemment, Schaffer (1908), après une étude beaucoup plus complète de la structure et du développement du cartilage épiglottique, arrive à la conclusion qu'il y a bien pour l'épiglotte substitution au cartilage d'un tissu graisseux, mais que cette substitution est primitive. Elle s'opère directement au sein d'un tissu indifférent dont les éléments évoluent, suivant les points, en cellules adipeuses, ou précartilagineuses, et dont la substance fondamentale se transforme en fibres élastiques et conjonctives.

Eh bien, en ce qui concerne le Tarsier, il n'en est certainement absolument rien. Cet animal, comme certains Mammifères inférieurs (Gegenbaur), possède un cartilage épiglottique élastique parfaitement typique, nullement adipeux, qu'on ne différencierait absolument par rien de tout autre cartilage élastique. Remarquons en passant que c'est bien là la structure *définitive*, car notre animal était parfaitement adulte : son thyroïde commençait déjà à s'ossifier, Il y a donc des animaux très primitifs chez lesquels l'épiglotte est formée par un tissu cartilagineux typique, ce qui tend à appuyer, au moins au point de vue phylogénique, l'opinion de Gegenbaur : l'épiglotte est, au début, purement cartilagineuse. Le tissu très particulier, tel qu'il est décrit par Schaffer chez le Chien, le Chat, etc., et tel que nous l'avons trouvé chez divers autres Lémuriens, correspond évidemment à un stade plus évolué. Sa formation, telle que la décrit Schaffer, par différenciation sur place des divers éléments qui le composent aux dépens des cellules d'un tissu indifférent, est certainement un phénomène d'accélération embryogénique.

Il est probable qu'en cherchant bien on trouverait des types chez lesquels la différenciation des éléments adipeux se fait par dégénérescence des cellules cartilagineuses comme Göppert l'a décrit, d'ailleurs à tort, sur des exemples où les choses ne se passsent pas ainsi.

Ventricule de Morgagni. — La corde vocale est courte, mince et peu élevée, purement membraneuse. Elle renferme près de son bord interne un petit faisceau ligamentaire qui la soutient. Dans sa partie postérieure pénètre l'*apophyse vocale*;

mais le muscle vocal (*thyro-aryténoïdien inférieur*), n'y pénètre pas.

Entre la corde et le bord inférieur libre de l'épiglotte, se trouve l'ouverture triangulaire du ventricule de Morgagni. Ce dernier est compris entre le thyroïde, la bande ventriculaire et la corde vocale. Sur les côtés, ses parois sont formées par les muscles thyro-aryténoïdiens (fig. IV et V). Tout à fait en avant,

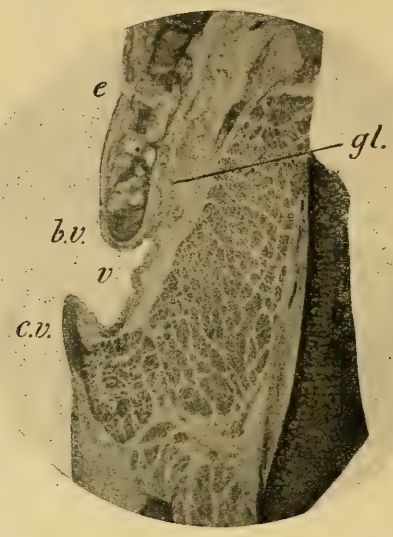


Fig. IV. — *Tarsius spectrum.* — Coupe frontale de la moitié droite, passant à peu près à égale distance des deux extrémités de l'axe antéro-postérieur; montre le ventricule *v.*, s'insinuant sous la bande ventriculaire *b.v.*, et pénétrant dans le tissu glandulaire *gl.* On voit également des formations glandulaires dans la partie inférieure de l'épiglotte *e.*; *c.v.*, corde vocale; *v.*, ventricule de Morgagni.

ce ventricule s'élargit sensiblement; le thyroïde se creuse même d'une sorte de cupule (fovea centralis). Il en résulte la formation d'un rudiment de sac laryngien, d'ailleurs assez peu développé.

Remarquons que la partie du ventricule qui s'insinue sous l'épiglotte, entre cet organe et le thyroïde, est en quelque sorte creusée en plein tissu glandulaire (fig. IV, *v.*, *gl.*). C'est là un fait à retenir : chaque fois que la paroi du larynx devient purement glandulaire, elle se déprime de dedans en dehors. Nous rencontrerons plusieurs autres exemples analogues. Il y a là une relation de cause à effet entre la structure d'une paroi et

sa forme susceptible d'expliquer plusieurs particularités de l'évolution du larynx.

Aryténoïde et muscle thyro-aryténoïdien. — L'aryténoïde a une forme surbaissée un peu spéciale. Il est très allongé d'avant en arrière et peu élevé, tout au moins si on ne considère que la portion formée de cartilage hyalin. L'apophyse vocale est assez développée et pénètre dans la base de la corde

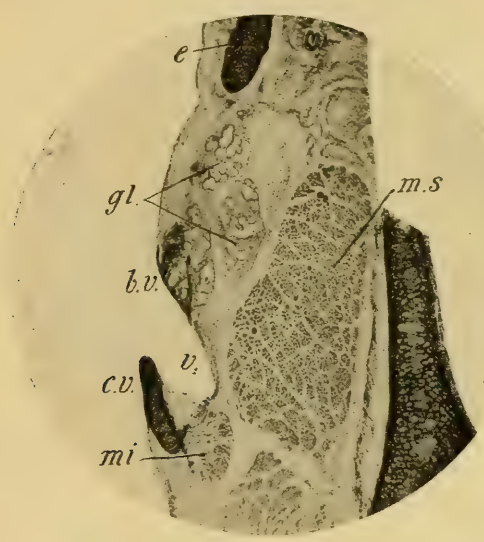


Fig. V. — *Tarsius spectrum.* — Coupe parallèle à la précédente (fig. IV), passant plus en arrière : *b.v.*, cartilage de la bande ventriculaire complètement isolé de l'épiglotte *e.*; dans la corde vocale *c.v.*, l'apophyse vocale ; *m.s.*, muscle thyro-aryténoïdien supérieur ; *m.i.*, muscle thyro-aryt. inf. ; *gl*, glandes ; *v.*, ventricule de Morgagni.

vocale (fig. IVet V). L'apophyse musculaire, située assezloin en arrière, est dirigée en dehors ; en avant d'elle se trouve une fossette hémisphérique, d'ailleurs peu accentuée.

Le muscle thyro-aryténoïdien a une disposition extrêmement primitive. Il est entièrement logé dans la paroi du ventricule sur laquelle il ne détermine aucune saillie ; il n'y a donc rien qui rappelle une bande musculaire comme nous en verrons ailleurs. Il s'insère d'une part sur la paroi interne de l'écaille du thyroïde et sur une assez grande longueur, et de là il se porte en arrière vers l'aryténoïde. Sur une certaine longueur, il est absolument indivis. Ce n'est qu'à partir du tiers postérieur de la corde vocale que s'individualisent,

d'ailleurs peu nettement, les faisceaux inférieurs qui se trouvent immédiatement au-dessous de la corde vocale mais qui n'y pénètrent jamais. C'est là l'ébauche du *thyro-aryténoïdien inférieur*. Ce faisceau se termine sur l'apophyse vocale (fig. IV

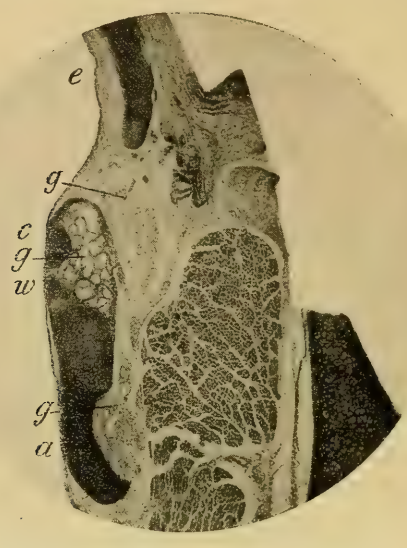


Fig. VI. — *Tarsius spectrum*. — Coupe parallèle à la précédente, passant plus en arrière ; en *a*, l'aryténoïde ; au-dessus l'origine du cartilage de Wrisberg *w*, et du cartilage corniculé *c*; *g*, glandes; *e*, épiglotte.

et V, *m. i.*), non pas à sa pointe, mais sur une certaine longueur de son bord *inféro-externe*.

Le reste du muscle, que nous pouvons décrire comme un *thyro-aryténoïdien supérieur* (fig. IV et V, *m. s.*), d'ailleurs beaucoup plus volumineux que l'inférieur, continue son trajet en arrière et va finalement s'insérer, non seulement sur la face externe de l'apophyse musculaire, mais sur une grande partie de la face latérale de l'aryténoïde (fig. VII, *m. s.*). Il est à remarquer qu'aucun de ses faisceaux ne pénètre dans la petite cavité qu'on peut considérer comme une *fossette hémisphérique*.

Celle-ci donne uniquement insertion au muscle crico-aryténoïdien latéral (fig. VII, *c. l.*).

En résumé, le larynx du Tarsier présente une structure relativement très primitive. L'épiglotte, à peine envahie par les formations glandulaires, présente un bord inférieur libre qui doit

être interprété comme une bande ventriculaire. Les cartilages corniculé et de Wrisberg sont soudés ensemble et contenus dans le repli ary-épiglottique latéral (fig. VI, *c.*, *W.*). La bande ventriculaire renferme un cartilage soudé au cartilage de

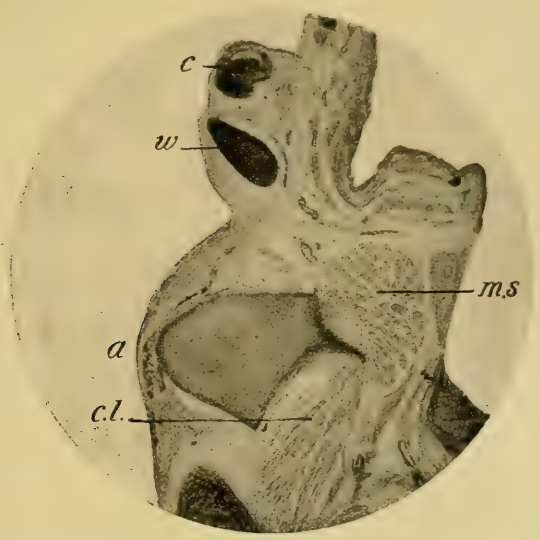


Fig. VII. — *Tarsius spectrum.* — Coupe parallèle à la précédente, passant par le corps de l'aryténoïde; en *a*, l'aryténoïde ; *w*, cartilage de Wrisberg ; *c*, cartilage corniculé ; *ms*, muscle thyro-aryténoïdien supérieur s'insérant dans la fossette hémisphérique ; *cl*, crico-aryténoïdien latéral.

Wrisberg et relié à l'épiglotte par une série de nodules (fig. IV, *b. v. e.*), de telle sorte que la continuité primitive entre tous ces cartilages est à peine rompue. Enfin, le ventricule se développe vers le haut dans une région envahie par le tissu glandulaire et adipeux qu'il repousse en quelque sorte devant lui. Le muscle thyro-aryténoïdien, indivis sur la plus grande partie de sa longueur, est contenu dans la paroi latérale du ventricule où il ne détermine aucune saillie, rien qui ressemble à une bande musculaire comme nous en trouverons plus loin.

II. — GALAGIDÉS

Dans ce groupe, nous avons examiné un *Galago garnetti* Ogilby adulte et un jeune *Galago galago* Schreber, tous deux conservés en collection depuis plusieurs années.

PHARYNX

Gegenbaur fut à peu près le seul à signaler quelques particularités du pharynx de *Galago*. Chez *Otolicnus* (*Galago*), dit-il, les piliers de la langue (piliers antérieurs) sont assez forts. La tonsille palatine est logée dans une poche comprise entre ces piliers et les piliers postérieurs, profonde, mais non assez cependant, pour la contenir entièrement. L'auteur figure ces diverses dispositions; il décrit et figure également un bourrelet médian, rudiment de luette, qui s'avance jusqu'au bord libre du voile.

Les détails donnés par Gegenbaur sont exacts. Mais nous pouvons ajouter quelques remarques. Comme chez le Tarsier, l'isthme naso-pharyngien est rétréci à la mesure de l'orifice du larynx. L'*épiglotte* n'est nullement intranarienne, car son bord libre est recouvert du côté interne par les piliers postérieurs. Les piliers antérieurs (fig. VIII, *p.a.*) sont, comme le dit Gegenbaur, assez volumineux, en raison du développement remarquable des muscles correspondants. Pourtant, le pilier primitif, c'est-à-dire le bourrelet purement muqueux qui représente la forme première du pilier, persiste très nettement, au-dessus de la saillie musculaire; il est complètement dépourvu de muscles.

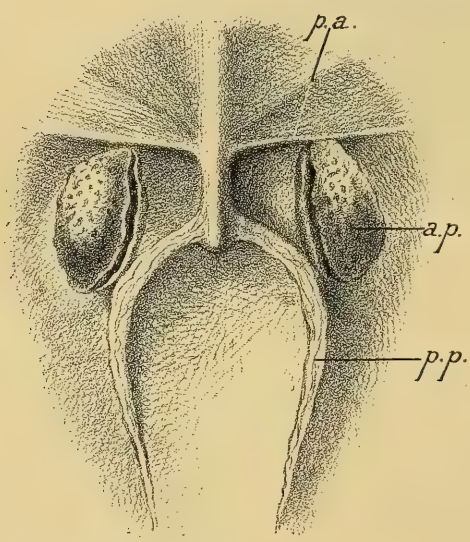


Fig. VIII. — *Galago garnetti*. — Pharynx : *pa*, piliers antérieurs ; *pp*, piliers postérieurs ; *l*, luette ; *ap*, amygdale palatine montrant l'orifice de la fosse supra-tonsillaire.

La partie postérieure du voile est mince et transparente, exactement comme chez *Tarsius*, mais sur une sensiblement

moindre étendue. L'extrême bord de cette zone transparente est de même recourbé en arc de cercle, un peu épaissi en forme de bourrelet et représente les piliers postérieurs (fig. VIII, *p. p.*). Eux aussi sont parfaitement dépourvus de muscles. Enfin, une proéminence médiane purement glandulaire représente la luette. Elle nous a paru sensiblement moins développée que Gegenbaur le dit et le figure. Elle se continue avec une faible proéminence médiane qui se jette elle-même dans les piliers postérieurs.

En somme, tout cela rappelle beaucoup le Tarsier, mais les dispositions qui ne sont qu'indiquées chez cet animal sont beaucoup plus accentuées chez *Galago*. Comme nous le voyons enfin, les piliers préexistent sous forme de bourrelets muqueux au développement musculaire. Il ne serait donc pas exact de dire que le développement des muscles est la cause de la formation des piliers.

La proéminence médiane qui part de la luette délimite, avec chaque pilier postérieur, une fosse triangulaire, ouverte en arrière, du côté du bord libre du voile. Elle contient l'amygdale palatine (*a. p.*) Celle-ci est bien différente de celle de *Tarsius*. Elle est constituée par une large *fosse supratonsillaire* qui s'enfonce tangentiellement dans le voile et s'ouvre latéralement et en dehors.

Le tissu lymphoïde est développé sur les deux faces de cette fosse et déborde largement son orifice. Cette amygdale appartient donc au type *sacciforme* de Seccombe Hett et Butterfield (1910). Nous n'avons pas trouvé d'amygdale linguale ni d'amygdale pharyngienne, au moins chez l'adulte, peut-être simplement en raison de la conservation défectueuse de nos spécimens.

En résumé, ce qui nous paraît caractériser le pharynx de *Galago* comparativement à celui de *Tarsius*, c'est le développement des piliers, l'indépendance relative de ce développement et de la musculature et enfin la réduction de la zone membraneuse du voile.

LARYNX

Historique. — Divers auteurs ont plus ou moins incidemment fait allusion au larynx de *Galago*. Zuckerkandl décrit un repli large et épais qui s'étend du cartilage aryténoïde à la base de l'épiglotte et qui limite en haut le sinus de Morgagni. Du bord antérieur de ce repli se détache un pli qui se dirige vers le thyroïde en formant une sorte d'arc. Le muscle thyro-aryténoïdien est constitué par une large bandelette, à faisceaux parallèles qui naît sur le bord latéral et sur les deux apophyses de l'aryténoïde et qui s'insère aux second et troisième quarts du thyroïde. Il n'y a pas de division en thyro-aryténoïdien supérieur et inférieur, mais la portion médiane du muscle, qui pénètre dans la corde vocale, est seulement plus marquée. Nous verrons que cette description du thyro-aryténoïdien est tout à fait inexacte.

Précédemment, Göppert (1894) avait donné quelques détails bien plus exacts et plus intéressants sur le larynx de *Otolicnus crassicaudatus* (*Galago galago* Schreber). Il remarque que l'épiglotte est fortement envahie par des formations glandulaires, surtout dans sa partie inférieure, constatation déjà faite du reste par Gegenbaur (1892).

Cependant, elle reste en rapport avec le thyroïde par deux ponts de substance cartilagineuse. De la partie interne de l'épiglotte se détache de chaque côté un repli qui s'insère sur l'aryténoïde et le cartilage corniculé. Ce repli contient un cartilage de Wrisberg, qui n'est autre qu'une portion détachée du cartilage épiglottique. Le repli en question est considéré par Göppert comme un *pli aryténo-épiglottique latéral*. Tout cela est fort exact et nous ne pouvons que confirmer les conclusions de Göppert.

Ajoutons enfin que, plus récemment, Duckworth (1910) a figuré et très sommairement décrit une coupe frontale du larynx de *Galago garnetti*. Sur sa figure, nous voyons que la corde vocale renferme un puissant ligament vocal et un muscle thyro-aryténoïdien qui, sur le côté droit de la figure, semble unique, mais qui montre au contraire, sur l'autre côté, une division partielle.

Disposition générale (fig. IX). — L'*épiglotte* est assez courte, mais large, généralement échancrée sur la ligne médiane. Ses bords antérieurs et latéraux sont fortement amincis et se rapprochent l'un de l'autre, ne s'écartant que dans la région postérieure, de telle sorte que l'ouverture du larynx est assez étroite.

Son bord inférieur est presque entièrement libre dans la cavité du larynx, comme nous allons le voir. Sur la ligne médiane, elle est séparée du thyroïde par une masse glandulaire ; sur les côtés, elle entre en contact avec le même cartilage par deux apophyses (Fig. X, p. 248 et Pl. VII, fig. 3) ; on se rappelle que nous avons vu quelque chose d'analogue chez *Tarsius spectrum* ; enfin le ventricule de Morgagni se dilate vers le haut et s'insinue entre l'épiglotte et le thyroïde et en refoulant en quelque sorte devant lui la paroi uniquement formée de tissu glandulaire (Pl. VII, fig. 2).

L'épiglotte est reliée à l'aryténoïde par deux replis. L'un, qui n'existait pas encore chez le Tarsier, part du bord postérieur de l'épiglotte et s'insère tout à fait latéralement sur la région aryténoïdienne : c'est le *pli latéral* d'Albrecht (fig. IX et X, *p. a. l.*). L'autre s'insère sous la partie antérieure de l'arytéroïde et sur le cartilage corniculé d'une part, et de l'autre sur la face *interne* de l'épiglotte, environ vers son tiers postérieur. Il n'y a aucun doute que ce repli soit l'homologue du pli *ary-épiglottique latéral* du Tarsier, car en effet il contient un cartilage de Wrisberg. Mais nous insisterons spécialement plus loin sur ce fait important que nous aurons à rappeler : l'insertion antérieure du repli ary-épiglottique latéral a quitté chez le *Galago* le bord postérieur

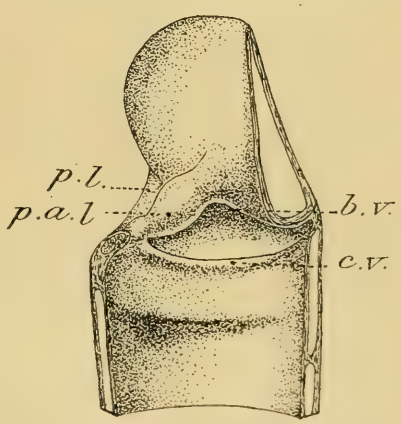


Fig. IX. — *Galago garnetti.* — Partie gauche du larynx ; *p.a.l.*, pli aryténo-épiglottique latéral ; *b.v.*, bande ventriculaire. Remarquer l'insertion du pli ary-épiglottique sur la face interne de l'épiglotte ; *c.v.*, corde vocale ; *p.l.*, pli latéral.

de l'épiglotte pour se porter sur la face interne (fig. IX).

Le bord inférieur de ce repli est libre, car il se continue avec le bord inférieur également libre de l'épiglotte. Il en résulte la formation d'un pli tendu entre la partie inférieure de l'épiglotte et le cartilage aryténoïde que nous interprétons comme une *bande ventriculaire* tout à fait analogue à celle du Tarsier. La suite d'ailleurs justifiera cette manière de voir.

Enfin, en dessous de la bande ventriculaire, nous voyons une large ouverture conduisant dans le ventricule et limitée en bas par une corde vocale haute, mince, membraneuse, soutenue dans sa partie postérieure par une longue apophyse vocale.

Cartilage épiglottique (Fig. X). — Comme nous l'avons vu,

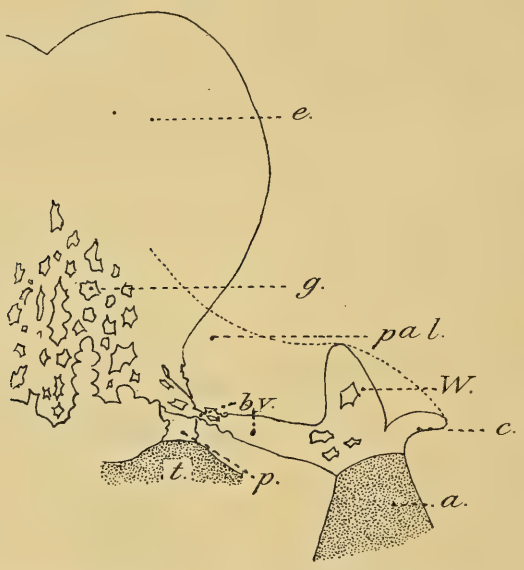


Fig. X. — *Galago senegalensis.* — Reconstruction demi-schématique des cartilages épiglottique, de Wrisberg, corniculé, et de la bande ventriculaire ; *e.*, épiglotte ; *g.*, glandes ; *b.v.*, cartilage de la bande ventriculaire ; W., cartilage de Wrisberg ; *c.*, cartilage corniculé ; *p.*, pont cartilagineux reliant l'épiglotte au thyroïde ; *t.*, thyroïde ; *a.*, aryténoïde ; *p.a.l.*, pliaryténo-épiglottique latéral (d'après Göppert, complété et modifié).

Göppert a déjà examiné le cartilage épiglottique de *Galago*. Il conclut que le cartilage primitif, constituant tout d'abord l'épiglotte proprement dite et un pont reliant cette épiglotte à l'aryténoïde se divise finalement en trois parties : l'épiglotte secondaire (épiglotte proprement dite) et les cartilages de Wrisberg

et de Santorini. C'est à peu près ce que nous avons trouvé. L'envahissement du cartilage par les formations glandulaires a eu pour effet de séparer totalement l'épiglotte du thyroïde dans la région médiane ; seuls persistent les deux ponts cartilagineux latéraux *p.* que nous avons déjà signalés. D'autre part, le cartilage contenu dans le repli ary-épiglottique latéral envoie en avant une apophyse qui longe la bande ventriculaire *b. v.* et qui se soude finalement au cartilage épiglottique. Les formations glandulaires envahissent largement ce tractus surtout dans sa portion distale, mais pas assez cependant pour que la continuité soit complètement rompue. La figure X imitée de Göppert, mais légèrement modifiée et complétée, rend compte de ces dispositions. De cette description, il ressort que l'analogie avec *Tarsius* est très complète.

Les raisons qui nous ont permis d'interpréter les divers replis du larynx de cet animal, conservent leur valeur ici. Nous avons donc raison de considérer comme pli aryténo-épiglottique latéral le repli qui s'étend de l'aryténoïde à la face interne de l'épiglotte, et comme bande ventriculaire le bord inférieur libre de cette même épiglotte.

Ici encore, cette dernière correspond exactement à la définition d'Albrecht : le bord inférieur de l'épiglotte isolé par des formations glandulaires.

Ventricules et sac laryngiens. — Le ventricule de Morgagni est constitué par l'espace compris entre la corde vocale, le pli ary-épiglottique latéral et la bande ventriculaire du côté interne, et du côté externe, le muscle thyro-aryténoïdien. Il s'ouvre largement dans la cavité du larynx par une grande ouverture. Il est donc homologue à celui de Tarsier. Le ventricule de ce dernier type se prolongeait vers le haut entre la membrane thyro-épiglottique et la face externe du bord inférieur libre de l'épiglotte ou plutôt de la bande ventriculaire, et cette dilatation était comme creusée dans du tissu glandulaire. Il en est encore de même ici. Mais il y a aussi quelque chose de plus. Le ventricule se dilate fortement vers le haut en formant un *sac laryngien* volumineux qui dépasse le bord du tyroïde et vient s'épanouir, au delà de l'hyoïde, immédiatement au-dessous de la muqueuse du pharynx, très mince en cet endroit. En dedans et en avant, le ventri-

cule émet un diverticule plus petit qui s'insinue entre le thyroïde, l'hyoïde et la face antérieure de l'épiglotte et vient s'accoler à son congénère du côté opposé, sans cependant que les deux cavités communiquent entre elles. Il est intéressant de remarquer que ces deux diverticules sont restés *en dedans* des ponts cartilagineux reliant l'épiglotte au thyroïde et occupent une partie de l'espace rendu libre par la disparition du bord inférieur de l'épiglotte détruit par les glandes. Ici encore, les cavités sont formées par le refoulement de parois purement glandulaires.

Ces sacs laryngiens ne constituent, en fait, pas autre chose qu'une dilatation de la membrane thyro-épiglottique. Ce sont de simples dépendances du ventricule de Morgagni. Ils rentrent dans le premier type de Bartels (1902) (dépendances du ventricule), c'est-à-dire dans la catégorie la plus répandue.

Muscles thyro-aryténoïdiens (Pl. VII, fig. 2). — A l'inverse de Zuckerkandl, nous avons trouvé qu'il y a une séparation très nette en un thyro-aryténoïdien *supérieur* (*m. s.*) et un thyro-aryténoïdien *inférieur* (*m. i*), et cela dans toute la longueur de ces muscles. Les deux faisceaux sont donc absolument indépendants. Le supérieur est beaucoup plus volumineux. Il s'insère, comme le décrit Zuckerkandl, aux deuxième et troisième quarts antérieurs du thyroïde et de là se porte vers l'aryténoïde en constituant la paroi même de la partie *latérale* du ventricule de Morgagni. A l'autre extrémité, il s'insère partiellement sur une apophyse musculaire, d'ailleurs peu marquée, que porte l'aryténoïde et, pour la plus grande part, dans une *fossette hémisphérique* qui occupe une grande partie de la face latérale de ce cartilage. L'inférieur s'insère sur le thyroïde dans la même région que le supérieur. Il occupe partiellement la région inféro-externe de la corde vocale, son insertion postérieure occupe presque toute la longueur de la face latérale de l'apophyse vocale sur laquelle ses fibres se perdent successivement. Ni l'un ni l'autre de ces muscles ne détermine aucune saillie sur la paroi du ventricule. Il n'y a donc rien qui ressemble à une *bande musculaire* comme nous en rencontrerons plus loin.

III. — NYCTICÉBIDÉS

Dans ce groupe nous avons pu examiner *Nycticebus tardigradus* (L.) et *Perodicticus potto* (Bosman). Malheureusement, l'état de conservation de ces animaux de collection ne nous a pas permis de faire des observations aussi précises que nous l'aurions désiré. Nous n'avions pu nous procurer d'espèce appartenant au genre *Loris*; heureusement, *Loris gracilis* E. Geoffroy a été à plusieurs reprises étudié par divers auteurs, ce qui rend cette lacune moins regrettable.

PHARYNX

Le pharynx des Nycticébidés n'a guère été examiné que par Gegenbaur (1892). Cet auteur figure le voile du palais et le décrit sommairement. Il signale particulièrement l'existence d'un bord libre, mince et membraneux beaucoup moins développé que chez *Galago garnetti* qu'il a également étudié.

Le pharynx des Nycticébidés (fig. XI) ne diffère pas en somme sensiblement de celui de Galago. Le voile est épais, glandulaire, pourvu de fortes papilles saillantes. La zone mince et transparente est encore plus réduite que chez *Galago*; elle est représentée presque uniquement par le bord extrême du voile arrondi en un bourrelet purement muqueux; ce bord représente en fait les piliers postérieurs (*p. l.*). Ils ne sont nullement musculaires. Les muscles sont situés plus profondément.

Le pilier antérieur (*p. a.*) est fort développé, triangulaire, large à sa base qui s'insère sur la langue. Cette forte saillie est déterminée par le développement des muscles sous-jacents. Cependant, le bourrelet muqueux qui représente la forme primitive du pilier est encore visible bien que peu développé.

Il y a un rudiment de luette (*l.*) analogue à ce que nous avons vu chez *Galago*. Il est à remarquer que toutes ces dispositions sont sensiblement plus accentués chez *Nycticebus* que chez *Perodicticus*.

Tout cela confirme ce que nous disions au sujet de *Galago*. Les piliers préexistent sous forme de bourrelets muqueux; ultérieurement ils se développent considérablement sous la poussée

des muscles sous-jacents qui augmentent de volume. De même la disparition de la zone mince et transparente du voile déjà si réduite chez *Galago* se fait par envahissement progressif des

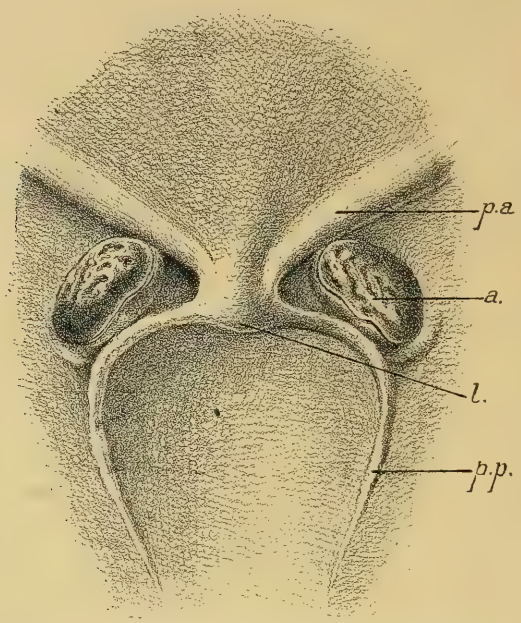


Fig. XI. — *Nycticebus tardigradus.* — Pharynx : *p.a.*, piliers antérieurs ; *p.p.*, piliers postérieurs ; *l.*, luette ; *a.*, amygdale palatine.

glandes et ultérieurement des muscles. Ce n'est en effet que très tard qu'on peut dire que les piliers postérieurs deviennent musculeux. Ils sont encore muqueux chez les Nycticébidés. Nous ne rencontrerons qu'un seul cas de pilier postérieur musculeux chez les Lémuriens : celui du *Chiromys*, le plus évolué des types de cet ordre.

Entre les piliers antérieur et postérieur se trouve un espace triangulaire légèrement déprimé (fig XI). C'est là qu'est fixée l'amygdale palatine. Chez *Nycticebus*, par sa forme générale en ovoïde allongé, elle rappelle l'amygdale de *Tarsius* ; chez *Perodicticus*, au contraire, elle se rapproche plutôt de celle de *Galago*.

Elle appartient au type sacciforme de Seccombe Hett et Butterfield (pocket-shaped tonsils).

LARYNX

Nous serons plus bref sur le larynx des Nycticébidés que sur celui des *Galago*. D'une part, les dispositions sont fondamentalement les mêmes ; d'autre part, les auteurs ont vu tout ce qu'il y a d'essentiel. Cependant, les Nycticébidés sont à la fois plus évolués et plus primitifs que les Tarsiers, et c'est là une particularité sur laquelle nous insisterons.

Stenops (*Loris*) semble avoir été plus souvent examiné que les autres Nycticébidés. Gegenbaur (1912) signale la présence d'un réseau élastique dans le cartilage épiglottique. Zuckerkandl (1900) interprète les dispositions intérieures du larynx de cet animal d'une façon assez peu claire. Il décrit un repli large et épais qui limite en haut le ventricule de Morgagni et s'étend du bord de l'aryténoïde à la base de l'épiglotte ; du bord antérieur de ce repli part une bandelette qui se recourbe en arc et va s'insérer sur le thyroïde.

Enfin, le muscle thyro-aryténoïdien serait indivis comme chez *Galago* (d'après Zuckerkandl), mais cependant sa partie moyenne, sa portion proprement « vocale », serait plus nettement individualisée que chez ce dernier type.

Ici encore, c'est Göppert qui a vu les faits les plus remarquables (1894). Il a décrit sommairement et figuré le cartilage épiglottique de *Stenops* (*Loris*) *tardigradus* et constaté que ce cartilage, très étendu en arrière, se soude à l'aryténoïde par l'intermédiaire d'une plaque cartilagineuse à peine envahie par quelques rares formations glandulaires. Nous pouvons confirmer les observations de Göppert et faire remarquer que cette disposition essentiellement alliée à celle de *Galago* et de *Tarsius* est extrêmement primitive. Ici, le cartilage de Wrisberg n'est même pas individualisé. Ce n'est que par la fragmentation de la plaque cartilagineuse qu'il prendra, chez d'autres types, en quelque sorte une existence propre. Ajoutons que Gegenbaur (1892) avait également observé une semblable disposition.

Examinons sommairement le larynx de *Perodicticus potto* et de *Nycticebus tardigradus* (fig. XII).

Autant que nous ayons pu nous en rendre compte, l'épiglotte ne semble pas être intranariale. Elle est remarquable, surtout chez *Nycticebus*, par la forte incurvation de ses bords latéraux et par leur rapprochement en arrière.

Chez l'une comme chez l'autre espèce il existe un *pli latéral* (*p.l.*) comme nous en avons rencontré un chez *Galago*. Il y a de plus un *pli aryténo-épiglottique latéral* (*p.a.l.*) Mais, tandis que chez *Perodicticus* ce pli s'insère, comme chez *Galago*, sur la partie moyenne de la face interne de l'épiglotte, chez *Nycticebus* il se porte tout à fait en avant, et c'est en somme à peu de distance de la ligne médiane que se fait l'insertion antérieure. Retenons ce fait; chez les autres Lémuriens nous verrons ce déplacement s'accentuer encore beaucoup plus; en passant, remarquons qu'à ce point de vue particulier, les *Nycticébidés* sont plus évolués que les *Galagidés*.

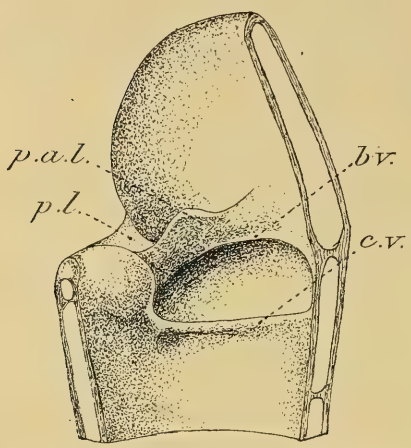


Fig. XII. — *Nycticebus tardigradus*. — Moitié gauche du larynx : *p.a.l.*, pli aryténo-épiglottique latéral ; *b.v.*, bande ventriculaire ; *c.v.*, corde vocale ; *p.l.*, pli latéral.

Exactement comme chez ces derniers, le bord inférieur de l'épiglotte constitue une véritable *bande ventriculaire*. La disposition du cartilage épiglottique et de la bande cartilagineuse qui le relie à l'aryténoïde est telle que Göppert l'a décrite et nous n'avons rien à ajouter. Cependant, à l'inverse de cet auteur, nous croyons que le cartilage corniculé fait en réalité partie du complexe cartilagineux épiglottique (épiglotte, cartilage de Wrisberg et cartilage de Santorini) et non de l'aryténoïde. Du moins sa structure est celle de l'épiglotte. Ajoutons à ce sujet, que, de même que chez *Galago*, et ainsi que Gegenbaur (1892) l'avait déjà vu, le cartilage épiglottique est nettement de nature élastique. Il en est de même du pont qui relie l'épiglotte à l'aryténoïde et au cartilage de Santorini.

La *corde vocale* est mince, membraneuse, assez longue et large chez *Perodicticus*; chez *Nycticebus* au contraire elle est beaucoup plus courte, moins saillante et de section plus ou moins arrondie; elle se présente plutôt sous la forme d'un bourrelet, tandis qu'elle affecte la forme d'une membrane chez *Perodicticus*.

Le *ventricule de Morgàgni*, c'est-à-dire l'espace compris entre la corde vocale et le bord inférieur de l'épiglotte, autrement dit la bande ventriculaire, est un peu différent dans les deux types. Chez *Perodicticus*, il est surtout développé vers le bas, en raison de la forme membraneuse de la corde vocale. Vers le haut, au contraire, il pénètre très peu profondément entre le thyroïde et la bande ventriculaire, et par cette disposition encore le Pérodictique s'affirme comme plus primitif que *Nycticebus* et même plus primitif que *Gàlago*. Inversement, le ventricule du Nycticèbe ne se creuse pas vers le bas, mais vers le haut. Il pénètre en effet profondément entre la bande ventriculaire et le thyroïde, particulièrement en avant, dans une masse de tissu de nature glandulaire. Il en résulte la formation d'un rudiment de sac laryngien qui rappelle beaucoup la disposition propre à *Galago*, mais sur un modèle beaucoup réduit.

IV. — LÉMURIDÉS

A. — **Lemur varius** Is. Geoffroy.

Les diverses espèces du genre *Lemur* présentent, sous le rapport de leur larynx et plus encore de leur pharynx, une certaine uniformité. Il nous suffira donc d'étudier aussi complètement que possible *Lemur varius* dont nous avons pu examiner soigneusement deux individus qui nous ont été apportés vivants. Nous aurons soin d'ailleurs de signaler, chemin faisant, les quelques particularités remarquables présentées par les diverses autres espèces que nous avons étudiées.

PHARYNX

Nous n'avons rien à ajouter à ce que nous avons dit du pharynx dans l'historique général. Chez *Lemur varius*, comme

chez les autres Lémuriens, l'isthme naso-pharyngien est fort étroit, de telle sorte que le bord de l'épiglotte s'applique exactement sur le pourtour de cet orifice. Il en résulte que les voies digestives et les voies aériennes sont à peu près complètement distinctes. Relevons cependant ce détail. Il est classique d'admettre (voir p. ex. M. Weber, 1904) que l'épiglotte est intranariale chez les Lemurs. C'est inexact, comme nous le verrons plus loin.

Disposition anatomique (fig. XIV). — Le naso-pharynx est

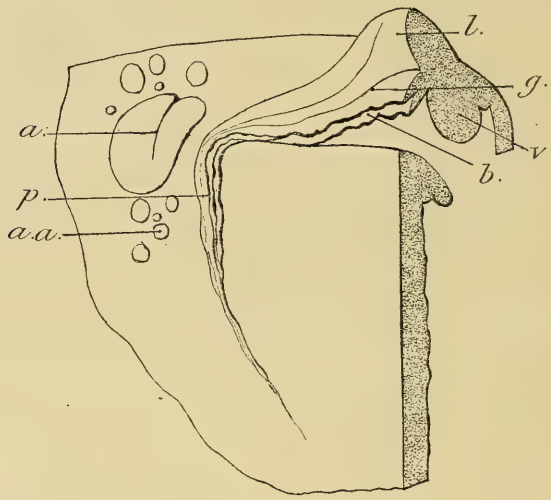


Fig. XIII. — *Lemur varius.* — Bord libre du voile et amygdale palatine (1/2 schématique); le voile du palais est fortement replié en arrière et en bas pour faire voir le bord libre membraneux et la saillie représentant la luette ; *l.*, luette ; *v.*, voile du palais (coupe) ; *b.*, bord libre membraneux ; *p.*, piliers postérieurs ; *g.*, gouttière du voile ; c'est au fond de cette gouttière que se place le bord libre de l'épiglotte ; *a*, amygdale palatine ; *a.a.*, amygdale accessoire.

une cavité assez vaste dont le plancher est formé en arrière par le voile du palais. Ce dernier constitue une lame épaisse de quatre à cinq millimètres, presque entièrement glandulaire. Le *pilier antérieur*, assez court et peu développé, est représenté par un faible repli (*p.a.*) qui part de la partie médiane du bord libre et se porte vers les côtés de la langue, où il se termine. Ce repli est purement muqueux, mais des muscles qui sont fort développés se trouvent immédiatement au-dessous.

Le bord libre du voile présente un double repli muqueux bien développé (fig. XIII, *b.m.*, *p.* et XIV, *p.p.* et Pl. VI, fig. 1), qui se

continue de chaque côté de l'isthme naso-pharyngien ; chacune des branches droite et gauche se dirige d'abord obliquement en dehors, puis s'incline en dedans et va se terminer dans la muqueuse de la paroi dorsale du pharynx. Elles entourent donc presque complètement l'ouverture du naso-pharynx. Ce bord libre membraneux représente tout à la fois les piliers postérieurs et tout ce qui reste de la zone mince et transparente du voile de *Tarsius*.

Dans l'angle formé de chaque côté par les piliers antérieur et postérieur se trouve l'amygdale palatine (*a.*) (fig. XIII et XIV).

Ventralement par rapport aux piliers postérieurs et sur la ligne médiane, le voile du palais présente un assez volumineux renflement que nous pouvons considérer comme un rudiment de luette (fig. XIII et XIV, *l.*). Encore faut-il remarquer que ce renflement est purement muqueux et glandulaire et que le muscle palato-staphylin ou releveur de la luette est ici complètement absent. Ce renflement se continue à droite et à gauche par un fort bourrelet également muqueux et glandulaire qui contourne une partie de l'isthme naso-pharyngien. Ici nous trouvons une disposition remarquable : ce bourrelet et le bord libre du voile délimitent une gouttière demi-circulaire (fig. XIII, *g.*) au fond de laquelle vient s'appliquer le bord libre de l'épiglotte (Pl. VI, fig. I). Il en résulte que cette épiglotte n'est point du tout intranariale, au contraire de l'opinion de quelques auteurs; elle ne pénètre réellement pas dans le naso-pharynx. Mais d'autre part, il en résulte encore que les voies aériennes et les voies digestives sont presque totalement

Fig. XIV. — *Lemur varius.* — Pharynx et langue. Phot. grand. nat. ; *v.*, voile ; *p.a.*, piliers antérieurs ; *p.p.*, piliers postérieurs ; *a.*, amygdale palatine ; *l.*, luette.

indépendantes. Les muscles forment comme une sorte de sphincter autour du larynx. Au moment de la déglutition, il est probable que leur contraction a pour effet d'interrompre totalement toute communication entre le pharynx et le larynx. Ce dernier étant médian, les voies digestives se trouvent bifurquées. A droite et à gauche du larynx proéminant dans la cavité pharyngienne, se trouvent deux espaces libres, les sinus pyriformes, qui permettent alors aux aliments de passer de la bouche dans l'œsophage. Waldeyer (1897), il y a déjà longtemps, a insisté sur ces dispositions qui semblent assez fréquentes chez les Mammifères. La disposition propre à l'Homme et le mécanisme corrélatif de la déglutition sont au contraire plutôt exceptionnels.

Remarquons, en passant, qu'il existe une sorte de dissociation entre le développement des piliers et de la luette sous forme de replis muqueux saillants et le développement de la musculature propre de ces organes. L'opinion de Gegenbaur, qui signale un rapport entre la musculature du pharynx et la saillie des piliers, n'est donc pas tout à fait exacte. Chez *Lemur varius*, en effet, nous voyons les piliers se présenter sous la forme de faibles bourrelets purement muqueux. La musculature est au contraire très puissante, mais elle est profondément située et ne pénètre pas dans les replis. De même, le rudiment de luette, qui est si saillant chez *Lemur varius*, est complètement dépourvu de muscles (Pl. VI, fig. 1). En un mot, la luette et les piliers existent d'abord, en tant que *replis* ; c'est ultérieurement que les muscles y pénètrent.

Épithélium. — L'épithélium du pharynx appartient à deux types bien différents suivant les régions ; dans le naso-pharynx il est du type stratifié, cylindrique et cilié ; dans le bucco-pharynx il est pavimenteux, stratifié et se continue sans ligne de démarcation avec l'épithélium de l'œsophage qui présente, sauf en ce qui concerne l'épaisseur, sensiblement la même structure. Il est à noter, cependant, que l'épithélium bucco-pharyngien est fortement pigmenté et qu'il n'en est pas de même du revêtement œsophagien ; la limite de la zone pigmentée, très sinueuse, paraît coïncider sensiblement avec la diminution d'épaisseur.

L'épithélium du bucco-pharynx varie un peu d'épaisseur avec les régions. Il atteint 150 μ sur la face ventrale du voile et 3-500 μ dans les autres régions ; le maximum d'épaisseur se trouve sur la paroi postérieure du pharynx. Il est à remarquer que les variations d'épaisseur ne portent que sur la couche de cellules en desquamation.

De la base à la périphérie on peut distinguer les couches suivantes.

1° Une assise basilaire, formée d'une seule couche de cellules à protoplasma sombre, basophile, à noyau compact, On y rencontre fréquemment des divisions karyokinétiques. Ces éléments sont souvent bourrés de pigment, au point d'en devenir difficilement visibles.

2° Une couche de cinq à six assises de cellules polyédriques rappelant celles du *stratum filamentosum* de la peau humaine (sauf en ce qui concerne la présence de fibrilles protoplasmiques).

Les assises les plus profondes renferment encore du pigment. Les noyaux géminés ou multiples n'y sont pas rares et s'y présentent avec les caractères que Pacaut (1909) leur a trouvés dans l'épithélium de l'œsophage du Cobaye. Des ponts d'union très nets relient les cellules entre elles ; les filaments protoplasmiques sont peut-être absents.

Le caractère le plus essentiel de ces cellules consiste dans l'apparition de granulations qui se multiplient considérablement dans les assises superficielles et se massent en une auréole sombre autour du noyau. C'est d'ailleurs tout à fait au voisinage de ce noyau qu'elles apparaissent tout d'abord, ainsi qu'on peut s'en convaincre en examinant les éléments les plus profonds.

Les propriétés chromatiques de ces granulations, *au moins celles des assises superficielles*, rappellent celles de la *kératohyaline* : elle se colorent notamment en bleu par la thionine et le bleu d'Unna : elles prennent également l'hématoxyline et le carmin.

3° Au-dessus de la couche précédente on trouve une série d'assises de cellules bien différentes des précédentes. Ce sont manifestement des éléments en dégénérescence. Leur membrane

est extrêmement épaissie : le protoplasma est devenu transparent, encore granuleux ; le noyau, plus ou moins aplati, est parfois vacuolisé, parfois simplement transparent, d'autres fois encore pycnotique. Vers la périphérie, les cellules s'aplatissent de plus en plus et se réduisent en quelque sorte à leur épaisse membrane.

Le noyau dégénère donc progressivement, sans cependant disparaître jamais totalement. Tout à fait à la périphérie, enfin, les cellules complètement mortes se détachent par larges lames. En certains points les assises successives de cellules dégénérées présentent un aspect en zigzag bien caractéristique.

Enfin, et c'est là surtout ce qui nous intéresse, les épaisses membranes de ces cellules dégénérées, présentent les mêmes réactions colorantes que la *kératine*

Le revêtement pharyngo-œsophagien serait donc un épithélium corné. L'un de nous (L. Papin, 1906) avait d'ailleurs conclu de cette manière, après avoir étudié le revêtement œsophagien du Cobaye. Or, l'épithélium pharyngien du *Lemur varius* rappelle assez celui du Cobaye. Nous devions donc conclure ici dans le même sens.

Mais récemment, un auteur italien, Arcangeli (1908), après avoir repris l'étude du Cobaye, a pensé pouvoir aboutir à des conclusions sensiblement différentes. Pour lui, il n'y a pas kératinisation proprement dite, tout au moins pas complète. Les cellules cornées de l'œsophage présenteraient, non pas la structure des cellules cornées proprement dites de la peau du cobaye, mais celle du *stratum intermedium*. D'autre part, les études récentes et tout à fait fondamentales de Unna et Golodetz (1907-1911) sur la « Chimie de la peau » ont abouti, de l'établissement de données nouvelles fort importantes, à la création d'une technique plus précise, plus rationnelle que celle des colorations empiriques par les teintures histologiques courantes; il en résulte que la question se trouve entièrement renouvelée et que tout ce travail est à reprendre. Voilà pourquoi nous avons décrit l'épithélium pharyngien du *Lemur* en termes neutres et généraux, nous contentant simplement de signaler ses analogies, au moins superficielles, avec la peau ; nous nous réservons de reprendre très prochainement, au

moyen de la technique la plus récente, la question des revêtements « cornés » œsophagiens des Mammifères.

Pigment. — Très abondant dans l'assise germinative au point, parfois, de masquer complètement les éléments, il devient de plus en plus rare dans les assises suivantes et disparaît presque complètement à partir de la quatrième ou de la cinquième. Néanmoins, quelques granules épars sont quelquefois encore visibles dans les éléments de la zône moyenne et jusque dans la « couche cornée ».

Éléments lymphoïdes. — Ils sont loin d'être rares. En beaucoup de points, on rencontre des leucocytes (lymphocytes) inclus entre les éléments de l'épithélium. Leur noyau compact les laisse facilement discerner. Généralement, ils sont logés dans une cavité vaguement sphérique, plus grande qu'eux-mêmes, manifestement découpée dans la masse des cellules adjacentes. En certains points, un grand nombre de leucocytes semblables sont rassemblés en amas. Il en résulte que, sur une certaine étendue, l'épithélium est creusé de nombreuses lacunes communiquant entre elles. Nous allons revenir sur ces faits au sujet de l'amygdale.

Organes lymphoïdes. — Nous n'avons pas trouvé chez le *Lemur varius* adulte que nous avons étudié, pas plus que chez un autre individu relativement jeune, d'amygdale pharyngienne ni d'amygdale tubaire ; il n'y a pas non plus d'amygdale linguale, au moins individualisée. Nous n'avons vu à la base de la langue que quelques accumulations lymphoïdes peu étendues. Par contre, la face supérieure du voile du palais porte d'assez volumineux nodules lymphoïdes de disposition un peu irrégulière.

Le seul organe lymphoïde bien développé est l'*amygdale palatine* (fig. XIII et XIV). Elle occupe la position habituelle, dans l'angle formé par les deux piliers du voile. C'est une masse de 5 à 6 millimètres de diamètre, fort proéminente et creusée d'une fossette assez large mais peu profonde dirigée dorsalement et latéralement (fosse supratonsillaire). Le tissu lymphoïde est développé sur les deux faces de cette fossette, mais surtout du côté interne (fig. XV).

Récemment, Seccombe Hett et Butterfield (1910) ont repris

après beaucoup d'auteurs (Tortual, Kilian, Kölliker, etc.) l'étude du développement de l'amygdale palatine de l'Homme et l'anatomie comparée de cet organe chez divers Mammifères. Ils ont conclu que la fosse supratonsillaire, n'est que le reste plus ou moins modifié de l'invagination de la muqueuse qui se produit au début du développement et qui paraît caractéristique de toutes les amygdales. Selon la forme affectée par cette fosse supratonsillaire chez l'adulte, ils distinguent :

1° Les amygdales *tubuleuses* (tubular tonsils).

2° Les amygdales *sacciformes* (pocket shaped tonsils), constituées par une fosse peu profonde pourvue de tissu lymphoïde sur ses deux faces.

3° Les amygdales *saillantes* (solid projecting tonsils), qui sont formées d'une grosse masse de tissu lymphoïde percée d'un petit récessus, reste de la fosse supratonsillaire réduite.

La première forme est la plus primitive et il y a tous les passages possibles de celle-ci à la troisième. D'après ce que nous avons dit, il est évident que l'amygdale de *Lemur varius* appartient au second type.

Enfin, ajoutons que, tout autour de l'amygdale palatine principale, on observe un certain nombre de nodules lymphoïdes de grosseur variable qui constituent autant d'amygdales accessoires (fig. XIII). Elles sont plus nombreuses aux environs de la base de la langue. Elles représentent, si l'on veut, tout ce qui existe de l'amygdale linguale.

La structure de l'amygdale palatine du *Lemur varius* est assez normale (fig. XV et Pl. VI, fig. 2). Cet organe se compose d'un certain nombre de follicules lymphoïdes grossièrement sphériques, bien reconnaissables à leur périphérie plus obscure que leur centre, après teinture par les colorants nucléaires. En principe, chaque follicule est entouré par une capsule conjonctive, bien visible sur les follicules partiellement isolés. Tous ces follicules sont d'ailleurs plongés dans une masse lymphoïde qui n'est constituée, en somme, que par le tissu conjonctif fortement infiltré de lymphocytes. Enfin, l'ensemble de l'organe est entouré par une condensation du tissu conjonctif constituant une véritable capsule.

Les follicules sont formés d'un fin réticulum purement conjonc-

tif, nous a-t-il semblé ; les éléments contenus dans les mailles sont uniquement des lymphocytes ; les acidophiles y sont fort rares; nous y avons également trouvé quelques Mastzellen.

Nous avons signalé plus haut la pénétration des leucocytes dans l'épithélium du pharynx. On sait depuis fort longtemps qu'au niveau de l'amygdale, le tissu épithélial superficiel est, en beaucoup de points, fortement chargé de lymphocytes. Ce phénomène prend une importance exceptionnelle chez *Lemur*

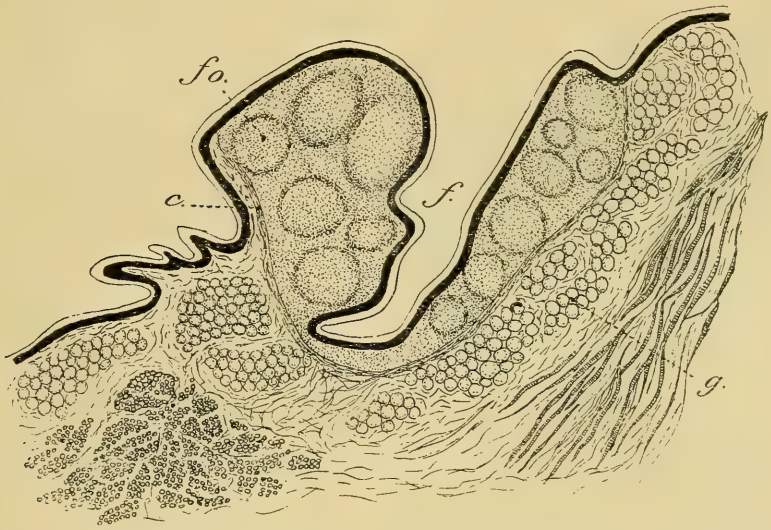


Fig. XV. — *Lemur varius.* — Amygdale. Coupe transversale légèrement schématisée : *f.*, fosse supratonsillaire; *f.o.*, follicules; *c.*, capsule.

varius. On admet généralement que l'épithélium est pénétré activement par les lymphocytes sous-jacents, et on a parfois supposé qu'il s'agissait là d'une réaction phagocytaire à une infection localisée ; mais quelques auteurs (Retterer) admettent au contraire que les éléments de l'épithélium peuvent se transformer en lymphocytes. L'un de nous (L. Papin, 1909) a rejeté cette interprétation après étude de l'amygdale pharyngienne du Crocodile. Elle ne nous semble pas plus exacte en ce qui concerne *Lemur varius*.

En certains points de l'amygdale se trouvent de volumineux nodules plus ou moins sphériques, où la limite du tissu lymphoïde et de l'épithélium a disparu (Pl. VI, fig. 2, et Pl. VII, fig. 8).

On reconnaît facilement que ces nodules sont dus à l'immigration des lymphocytes dans l'épithélium : en effet, à la périphérie, les lymphocytes sont isolés et se creusent individuellement une niche entre les cellules épithéliales. Plus au centre, ils sont plus nombreux ; les cellules épithéliales sont alors complètement dissociées, souvent fragmentées, ou au moins étoilées. On a tout à fait l'impression que ce sont les lymphocytes qui, par leur pénétration, ont dissocié le tissu épithélial ; cette impression est particulièrement nette dans les nodules jeunes en voie de formation ; les cellules pigmentaires (couche basale) qui ne sont pas encore détruites sont alors transformées en corpuscules étoilés très visibles (fig. XVI).

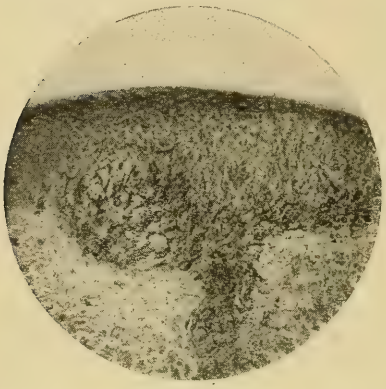


Fig. XVI. — *Lemur varius.* — Dissociation de l'épithélium par pénétration des lymphocytes ; les cellules pigmentaires sont transformées en corpuscules étoilés.

Enfin, le centre des nodules tombe en dégénérescence ; il s'y creuse une cavité partiellement remplie de lymphocytes très normaux et de cellules épithéliales complètement vacuolisées. Si nous ajoutons que ces nodules peuvent s'ouvrir à l'extérieur et par conséquent traverser la couche sinon cornée, du moins formée de cellules complètement dégénérées qui ne sauraient se transformer en lymphocytes, nous croyons qu'on ne peut admettre l'origine épithéliale de ces lymphocyctes (Pl. VI, fig. 3).

Ajoutons enfin un dernier mot sur la structure des petites amygdales accessoires et des amas lymphoïdes de la face supérieure du voile du palais (Pl. VI, fig. 3). Les uns et les autres se font remarquer par l'absence complète de follicules différenciés et de capsule entourant l'organe ; histologiquement, ce sont de simples amas de lymphocytes accumulés en certains points du tissu conjonctif dont ils distendent fortement les mailles. A leur niveau également, les lymphocytes envahissent l'épithélium et y forment des nodules semblables à ceux que nous venons de décrire.

LARYNX

Le larynx des diverses espèces du genre *Lemur* que nous avons examinées est en général assez semblable à lui-même, sauf quelques détails, d'ailleurs importants. Aussi, la description suivante se rapporte-t-elle spécialement à *Lemur varius*, dont nous avons eu des spécimens vivants que nous avons pu étudier complètement; chemin faisant, nous indiquerons les particularités intéressantes que nous avons observées dans les autres espèces.

Disposition générale (fig. XVII et XVIII). — L'épiglotte est une grande lame à bords minces et arrondis présentant en avant une échancrure large et peu profonde ; le bord inférieur est droit, le bord postérieur court et vertical. Elle pénètre assez profondément dans la cavité du larynx, d'environ 2 à 3 millimètres au-dessous du bord du thyroïde. C'est ce qui fait dire à Albrecht qu'elle réalise un type primitif, qu'elle n'est aucunement un organe en régression — conclusion d'ailleurs tout à fait inexacte, comme nous allons le voir.

Nulle part, elle n'arrive en contact avec le thyroïde ; mais elle lui est reliée par une masse de tissu partiellement conjonctive mais surtout très glandulaire (Pl. VII, fig. 4, *g.*), qui représente si l'on veut ce qu'en anatomie humaine on appelle la membrane thyro-épiglottique ; pour l'instant, retenons ce fait, qu'une forte couche glandulaire s'interpose entre l'épiglotte, le thyroïde et le muscle thyro-cricoïdien latéral.

En arrière, nous voyons un aryténoïde bien développé, pourvu d'un forte apophyse vocale, pénétrant longuement dans la corde vocale et surmonté d'un cartilage de Santorini (c. corniculé) assez volumineux, recourbé en arrière.

Un large repli — le *pli latéral* (*p. l.*) — relie le bord postérieur de l'épiglotte à la face latéro-externe de l'aryténoïde.

L'intérieur du larynx nous offre à considérer plusieurs replis et cavités que nous examinerons de haut en bas,

Pli aryténo-thyroïdien (fig. XVII, *r.t.*, Pl. VII, fig. 4, *r.t.*). — Il est mince, purement muqueux, jamais musculaire, peu élevé (2 mm.) et tendu entre l'aryténoïde sur la face latéro-externe

duquel il s'insère (en dedans du pli latéral) et le thyroïde auquel il se soude près de la ligne médiane.

Ce repli est exactement homologue au *pli ary-épiglottique latéral* des Lémuriens précédemment étudiés. Cette affirmation a besoin d'une démonstration. Rappelons d'abord que ce dernier pli se trouve déjà chez *Tarsius*. Chez *Galago* et les Nycticébidés nous savons qu'il ne s'insère plus sur le bord postérieur de l'épiglotte comme chez le Tarsier, mais sur sa face interne et que d'ailleurs, ce repli contient un cartilage de Wrisberg, de telle sorte que sa nature ne peut faire aucun doute.

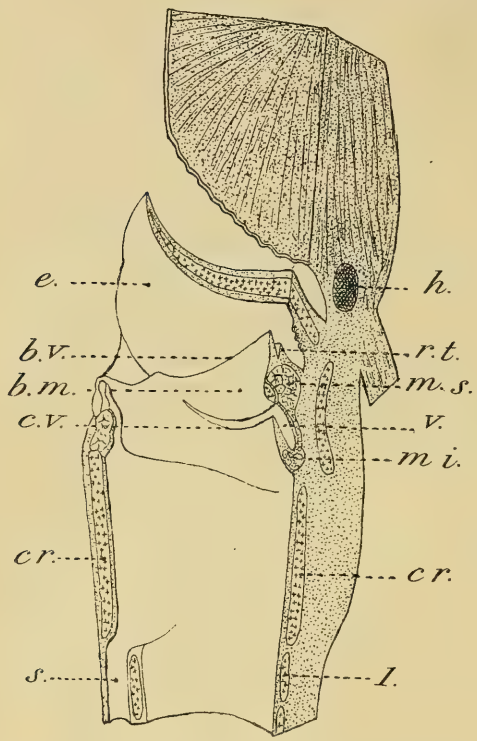


Fig. XVII. — *Lemur varius*. — Larynx : vue perspective schématique d'une coupe frontale de la moitié gauche ; *e.*, épiglotte ; *b.v.*, bande ventriculaire ; *r.t.*, repli aryténo-thyroïdien ; *b.m.*, bande musculaire ; *m.s.*, muscle thyro-aryténoïdien supérieur ; *m.i.*, muscle thyro-aryténoïdien inférieur ; *c.v.*, corde vocale ; *v.*, ventricule de Morgagni ; *c.r.*, cricoïde ; *s.*, sac laryngo trachéal ; 1., premier anneau de la trachée.

D'autre part, nous avons eu soin de signaler que ce pli a une tendance à s'insérer sur l'épiglotte de plus en plus en avant, disposition plus nette encore chez *Nycticebus* que chez *Perodicticus*. De *Nycticebus* nous passons facilement à *Lemur macaco*. Ici, le repli en question se détache du bord latéral de l'aryténoïde et se porte obliquement en dehors et en haut, vers l'épiglotte : mais il ne l'atteint pas, parce que cet organe est, plus encore que chez *L. varius*, envahi et détruit à sa base par des formations glandulaires ; mais d'autre part, il n'atteint pas non plus le thyroïde. Ainsi ce pli n'est plus épiglottique mais n'est pas encore thyroïdien. Faisons un pas

de plus, supposons que ce repli se rapproche de la ligne médiane jusqu'à doubler la bande ventriculaire, et qu'ainsi son insertion antérieure se porte sur le thyroïde, nous avons la disposition même de *Lemur varius*. Un pas encore, et nous voyons chez *Lemur mongoz* L. ce repli se confondre dans sa partie antérieure avec la bande ventriculaire. Ainsi débute un processus de contraction de tous les replis laryngiens que nous allons voir se continuer chez les Lémuriens qui nous restent à étudier.

La nature et l'origine du repli aryténo-thyroïdien de *Lemur* ne semble donc pas douteuse. C'est l'homologue du pli ary-épiglottique *latéral* des autres Mammifères.

Très naturellement, nous nous attendons à y trouver un cartilage de Wrisberg; il n'en est rien, chez *Lemur*, cette formation n'existe même pas à l'état rudimentaire.

Bande ventriculaire et bande musculaire (fig. XVII et XVIII, et Pl. VII, fig. 4, *b.v.*). — Immédiatement en dedans du pli aryténo-thyroïdien et parallèlement à lui, nous trouvons un autre repli vertical, purement membraneux, plus haut que le précédent, qu'il cache entièrement quand on examine un larynx par sa face interne (fig. XVIII). Il s'insère au bord antérieur de l'aryténoïde et sur le thyroïde, tout près de la ligne médiane. Avec Albrecht nous l'interprétons comme une *bande ventriculaire.*

Immédiatement au-dessous nous voyons un autre repli ou plutôt une forte saillie, surtout marquée dans la région postérieure. C'est ce qu'Albrecht appelle la *bande* ou le *pli musculaire.* Elle est formée, pour le dire immédiatement, par une proéminence du muscle *thyro-aryténoïdien supérieur* sur lequel nous reviendrons plus loin (fig. XVII, *m.s.*) : de plus, et c'est là un fait important, qui doit nous arrêter, elle renferme un nodule de tissu cartilagineux de structure histologique absolument identique à celle du cartilage épiglottique (fig. XVII et Pl. fig. 4). Il n'y a, du reste, aucune continuité tissulaire entre le cartilage épiglottique et celui de la bande musculaire ; mais, s'il n'y a pas non plus continuité entre le cartilage corniculé et le cartilage de la bande musculaire, tout au moins constate-t-on que ces deux derniers se rapprochent au point que le périchondre passe sans discontinuité de l'un à l'autre.

Rappelons que la bande ventriculaire n'est, au début, que la portion inférieure de l'épiglotte isolée par des formations glandulaires, et que le cartilage corniculé est en continuité parfaite avec l'épiglotte. Dans ces conditions, il semble bien que le cartilage de la bande musculaire ne soit qu'un fragment détaché de l'épiglotte.

En conséquence, nous devons considérer l'*ensemble* de la bande musculaire et de la bande ventriculaire du *Lemur* comme l'*homologue* de la bande ventriculaire des Lémuriens précédemment étudiés. Si nous remarquons la forte accumulation de glandes qui sépare cet ensemble du cartilage épiglottique (Pl. VII, fig. 4, *g.*), nous voyons qu'il correspond bien à la définition de la bande ventriculaire : la portion inférieure de l'épiglotte isolée par l'envahissement glandulaire.

Mais ici nous avons quelque chose de plus : la bande ventriculaire primitive s'est différenciée ; le développement considérable du muscle ary-épiglottique supérieur s'est surtout produit vers le haut; il a fini par envahir toute la partie inférieure de la bande, c'est-à-dire la région du cartilage, et il détermine en ce point une forte saillie à laquelle nous réservons le nom de bande musculaire. La bande ventriculaire primitive est alors réduite à la mince bandelette que nous avons signalée plus haut. Avec Albrecht, nous interprétons cette bandelette comme bande ventriculaire ; mais à l'inverse de cet auteur nous la considérons *comme un organe résiduel et non comme une ébauche*. Tout ce que nous avons dit, démontre suffisamment l'exactitude de notre manière de voir.

Il est intéressant de se souvenir que l'on rencontre assez souvent des nodules cartilagineux « sésamoïdes » dans la bande ventriculaire de l'homme. Citelli les considère en définitive comme représentant des fragments détachés du cartilage épiglottique (de même que le cartilage de Wrisberg) et tout cela est bien en accord avec l'interprétation que nous donnons au sujet des Lémuriens.

Corde vocale (fig. XVII, XVIII et Pl. VII, fig. 4, *c.v.*). — Au-dessous de la bande musculaire nous voyons la corde vocale, qui se présente sous la forme d'un repli mince, vertical, à bord tranchant. Elle renferme sur une assez grande longueur un noyau car-

tilagineux volumineux, qui n'est autre que l'*apophyse vocale* de l'aryténoïde, et dans sa portion inférieure une partie du muscle hyro-aryténoïdien inférieur (Pl. VII, fig. 4, *m.i.*). Le bord libre de la corde vocale est formé par un cordon conjonctivo-élastique, qui constitue en somme le ligament thyro-aryténoïdien inférieur,

Vestibule du larynx (fig. XVI, XVII et Pl. fig. 4, *v.s.*). — Entre la base de l'épiglotte ou plutôt la membrane thyro-épiglottique et l'ensemble du pli aryténo-thyroïdien et de la bande ventriculaire, se trouve de chaque côté une assez vaste cavité qui n'existait pas chez les types précédents. Il semblerait à première vue que ce soit là une partie du ventricule, une sorte de sinus supérieur. Il n'en est rien. Le bord de l'épiglotte primitive étant représenté par le cartilage sésamoïde de la bande musculaire, il faut réserver le nom de ventricule de Morgagni à l'espace *v*. La cavité qui nous occupe est une *néoformation*. Son origine semble assez nette. Toute la partie de l'épiglotte primitive comprise entre le cartilage sésamoïde et la base de l'épiglotte ayant été détruite par des formations glandulaires, la paroi du larynx s'est trouvée, dans cette région, formée par du tissu peu résistant qui s'est peu à peu déprimé. Ainsi s'est constitué le vestibule du larynx. D'ailleurs, la paroi externe de cette cavité est bien en effet, même chez l'adulte, formée de tissu glandulaire ce qui corrobore notre manière de voir (Pl. VII, fig. 4).

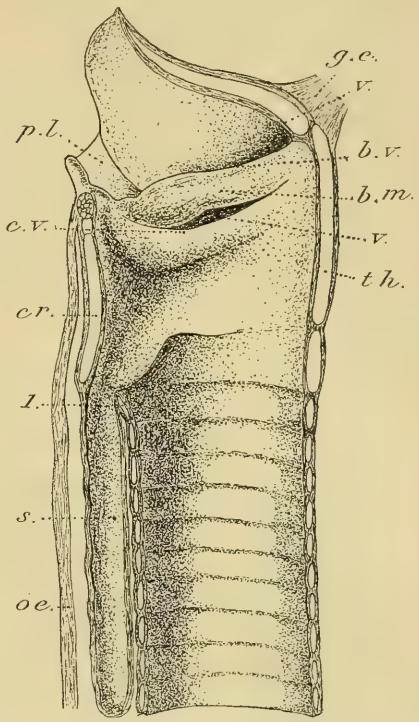


Fig. XVIII. — *Lemur varius*. — Côté gauche du larynx ; *g.e.*, pli glosso-épiglottique médian ; *p.l.*, pli latéral ; *v.*, vestibule ; *b.v.*, bande ventriculaire ; *b.m.*, bande musculaire : *v.*, ventricule de Morgagni ; *c.v.*, corde vocale ; *t.h.*, thyroïde ; *c.r.*, cricoïde ; *s.*, sac laryngo-trachéal ; *œ.*, œsophage ; 1., premier anneau de la trachée.

Ventricule de Morgagni (fig. XVII et XVIII, et Pl. VII, fig. 4, *v.*). — Nous ne pouvons donc considérer comme tel que l'espace compris entre la corde vocale et la paroi latérale du larynx. Il s'ouvre entre la bande musculaire et le bord de la corde. Le cartilage de la bande musculaire n'étant en somme que la partie inférieure de l'épiglotte, on voit que la cavité *v.* correspond bien à ce que nous avons désigné sous le nom de ventricule de Morgagni chez *Tarsius*, *Galago*, etc.

Il n'y a donc pas lieu de distinguer un sinus supérieur et un sinus inférieur. Remarquons que la paroi externe de ce ventricule est entièrement formée par des muscles. Son origine est donc très différente de celle du vestibule. Le premier résulte d'un refoulement de la paroi ; le second n'est que l'espace compris entre la paroi du larynx et la bande verticale qui constitue la corde vocale.

Muscles thyro-aryténoïdiens (Fig. XVII et Pl. VII, fig. 4). — Nous avons soigneusement disséqué les muscles thyro-aryténoïdiens afin de bien déterminer leurs insertions.

Il existe, comme Albrecht et Zuckerkandl l'on décrit, deux thyro-aryténoïdiens, l'un supérieur (*m.s.*), l'autre inférieur (*m.i.*). Le supérieur est un ruban volumineux qui s'insère d'une part au thyroïde sur la ligne médiane, immédiatement au-dessous de l'incisure et d'autre part dans une *fossette hémisphérique* située latéralement et au-dessus de l'apophyse musculaire. Un certain nombre de fibres partent de l'apophyse musculaire et ce fait est à retenir, car on décrit chez l'homme un thyro-aryténoïdien supérieur, très inconstant d'ailleurs et dont la présence est presque une anomalie, et qui s'insère précisément à l'apophyse musculaire. C'est l'homologue du puissant thyro-aryténoïdien supérieur des Lémuriens. En coupe transversale, le muscle qui nous occupe se montre plus puissant, plus large, à sa partie supérieure ; il détermine sous la muqueuse une forte saillie qui est la bande musculaire.

Le thyro-aryténoïdien inférieur est sensiblement moins développé que le précédent. Il s'insère sur l'apophyse vocale, particulièrement sur sa face externe et sur sa pointe, puis il se porte en avant et un peu en bas, en position interne et inférieure par rapport au thyro-aryténoïdien supérieur qu'il recouvre partiel-

lement. Il se termine enfin à l'angle rentrant du thyroïde. Comme on le voit, il existe bien, à l'inverse de l'opinion de Zuckerkandl, deux muscles thyro-aryténoïdiens chez *Lemur varius*. Non seulement la dissection permet facilement de les isoler, mais encore une coupe frontale montre nettement qu'ils sont complètement séparés l'un de l'autre par une couche de tissu conjonctif (Pl. VII, fig. 4).

D'autre part, Zuckerkandl dit également que, chez le même animal, le muscle thyro-aryténoïdien est situé en dehors de la corde vocale. C'est tout à fait inexact. L'apophyse vocale, très longue, pénètre assez loin dans la corde vocale. Le muscle vocal (m. thyro-aryténoïdien inférieur) y est donc contenu entièrement à son origine. Il est vrai qu'en se portant vers le bas, il la quitte peu à peu, mais ses faisceaux supérieurs, au moins, accompagnent la base de la corde jusqu'à son extrémité.

Cas du Lemur catta L. — Les différentes espèces du genre *Lemur* présentent quelques variations dans la disposition de leurs muscles, mais qui n'ont rien d'essentiel et n'altèrent, ni en fait ni en apparence, les dispositions caractéristiques. Seul, le *Lemur catta* (fig. XIX) mérite une mention spéciale. C'est en quelque sorte le plus évolué des *Lemur*. Son épiglotte est extrêmement grande, mais elle descend peu dans l'intérieur du larynx. Le pli latéral est bien développé, mais le pli arythyroïdien est à peine indiqué : il en est de même de la bande ventriculaire. L'un et l'autre sont en quelque sorte absorbés dans la bande musculaire devenue extrêmement saillante.

Fig. XIX. — *Lemur catta*. — Phot. grand. nat. Remarquer le grand développement de l'épiglotte et la forme du pli musculaire, qui a pris l'apparence d'une bande ventriculaire.

Fait remarquable, la bande musculaire ne renferme plus la moindre trace de cartilage sésamoïde. Mais, par contre, son bord inférieur, qui limite le ventricule, est devenu saillant, tranchant, et le tout a *repris l'apparence* d'une véritable bande ventriculaire qu'il avait réellement perdue chez *Lemur varius*.

Retenons en terminant la coalescence de trois des replis internes du larynx. Nous allons voir le processus se continuer et se compléter chez *Chiromys*.

ANATOMIE MICROSCOPIQUE DU LARYNX

Nous examinerons successivement : 1° l'épithélium ; 2° les glandes ; 3° la structure de l'épiglotte ; 4° le cartilage de la bande musculaire.

Épithélium. — L'épithélium laryngien diffère sensiblement de nature suivant les points. Sur l'épiglotte il est stratifié, pavimenteux, peut-être corné sur la face inférieure, où il est sensiblement plus épais et uniformément pigmenté. Ce dernier caractère paraît varier avec les individus. Si nous examinons l'épithélium du larynx en partant du repli aryténo-thyroïdien et en nous dirigeant vers la trachée, nous voyons qu'il est stratifié, pavimenteux jusqu'au bord supérieur du repli aryténo-thyroïdien ; puis ses cellules deviennent isodiamétriques et passent au type cubique sans qu'il cesse d'être stratifié ; il redevient pavimenteux sur la bande ventriculaire et reprend le type cubique dans la région de la bande musculaire ; sur tout le reste du larynx il est de nouveau stratifié cubique. Sur la face interne de la corde vocale cependant, il a une tendance nette à devenir pavimenteux ; ses cellules les plus superficielles s'aplatissent sensiblement. Cette intrication d'épithélium cubique ou prismatique et d'épithélium pavimenteux est d'ailleurs générale dans le larynx des Mammifères.

Il est à remarquer que toute la muqueuse laryngienne du *Lemur varius* est parfaitement dépourvue de toute accumulation lymphoïde, sauf au niveau de l'épiglotte (voir plus loin) ; mais les leucocytes isolés ne sont pas rares dans l'épithélium.

Glandes. — Les glandes muqueuses ou plutôt séro-muqueuses sont largement développées. On en trouve une accumulation considérable entre la base de l'épiglotte et le muscle thyro-aryténoïdien supérieur.

Un amas assez important se rencontre dans la bande musculaire au-dessous du cartilage de soutien.

Enfin, des accumulations glandulaires se rencontrent encore

à la base de la corde vocale et à la face ventrale des cartilages aryténoïdes.

Épiglotte. — Dans les traités classiques, l'épiglotte des Mammifères est habituellement considérée comme formée de « cartilage élastique » ou encore de « cartilage graisseux ». La structure histologique de cet organe a donné lieu à de nombreuses discussions, d'autant plus confuses qu'il semble bien que cette structure puisse quelque peu varier avec les espèces. Nous nous en tiendrons ici simplement à ce qui a rapport aux Lémuriens.

En 1892, Gegenbaur donne une étude d'ensemble sur l'épiglotte où il admet que cet organe est formé primitivement (aussi bien dans l'ontogénie que dans la phylogénie) d'un cartilage hyalin, qui peut ultérieurement se charger d'un certain nombre de cellules adipeuses.

Cependant, d'autres auteurs, Göppert puis Oppel, démontraient la présence dans la substance fondamentale de nombreuses fibres élastiques, tout en continuant à soutenir que chez un singe (*Hapale*) et un Lémurien (*Stenops*) le cartilage épiglottique était entièrement hyalin. Plus tard d'ailleurs, Göppert lui-même dut reconnaître la nature élastique de l'épiglotte de *Hapale*, tandis que Gegenbaur constatait le même fait chez *Stenops*. On se mit donc à peu près d'accord pour admettre que le cartilage épiglottique est à la fois graisseux et élastique. On trouvera un résumé de cette discussion dans le travail très complet de Schaffer (1907).

Göppert (1894) examinant alors l'épiglotte de *Lemur* y constata la présence de nombreuses cellules adipeuses.

Zuckerkandl (1900) confirme ce fait pour *Lemur* et l'étend à *Chiromys*. D'après cet auteur, il n'y a aucun doute que l'épiglotte adipeux du *Chiromys* ne dérive de la transformation d'un cartilage primitivement hyalin ; et en effet, on voit chez *Lemur varius*, des espaces vides qui contiennent des restes de tissu cartilagineux modifié dont les cellules ont subi une modification considérable par suite de la fixation d'une grande quantité de graisse. Il convient d'ajouter que Zuckerkandl n'a examiné que les pièces imparfaitement fixées provenant d'animaux conservés. Et l'auteur compare la structure qu'il vient

d'étudier à la description donnée par Leydig des cartilages laryngiens du Rat, chez qui les cellules cartilagineuses surchargées de graisse ne seraient séparées les unes des autres que par une très faible quantité de substance fondamentale. C'est à peu près ainsi que Grosser avait décrit le cartilage épiglottique de *Rhinolophus ferrum-equinum*.

En résumé, Zuckerkandl considère le cartilage épiglottique de *Lemur varius* et de *Chiromys* comme un simple cartilage graisseux. Il ne fait pas mention d'éléments élastiques.

Schaffer reprend la question en détail avec une technique plus moderne. En ce qui concerne les Lémuriens, il a cependant dû se contenter de préparations histologiquement défectueuses que Zuckerkandl lui a communiquées. Mais l'examen de bonnes préparations d'autres Mammifères l'a aidé à interpréter les images défectueuses.

Le cartilage de l'épiglotte de *Lemur varius* ressemble beaucoup, dit Schaffer, à celui du Chat. Chez ce dernier animal, la plus grande partie de l'organe est composée de cellules adipeuses volumineuses à noyaux troués, entre lesquelles courent des faisceaux de substance conjonctive et des fibres élastiques. La couche limitante, du côté du larynx comme du côté de la langue, se compose de faisceaux conjonctifs et de fibres élastiques à direction longitudinale. Vers la pointe, cette couche prend de plus en plus l'apparence d'un périchondre. En dedans de cette zone, il existe une couche mince, fréquemment dissociée en nodules, ayant l'aspect du tissu précartilagineux (vorknorpeliges Gewebe). Elle se compose d'une substance fondamentale abondante, faiblement basophile, renfermant des fibres élastiques, des faisceaux acidophiles (?) et des éléments cellulaires. Certains de ces éléments sont simplement des cellules conjonctives ramifiées ; d'autres sont ce que nous appellerons des cellules précartilagineuses.

Ces dernières sont souvent réunies en amas. Elles sont de deux catégories : les unes sont sans limite tranchée et possèdent un beau noyau sphérique ; les autres sont plus volumineuses, possèdent une capsule nette mais mince et acidophile, dans laquelle, après l'action des réactifs, elles ne sont jamais rétractées. Leur noyau est vésiculeux.

La substance fondamentale se colore en bleu par l'hématoxyline de Delafield, et métachromatiquement par la thionine très étendue; elle ne se colore pas par le bleu de toluidine acide de Lündwall, ni par le bleu de méthylène acide de Hansen, pas plus que par la thionine en solution aqueuse à un demi p. 100. Par contre, cette dernière colore fortement les capsules.

La comparaison de ces noyaux pseudo-cartilagineux avec le véritable cartilage hyalin, dont il existe quelques nodules au sommet de l'épiglotte du Chat, montre nettement des différences importantes. Les cellules cartilagineuses vraies sont toujours contractées dans leur capsule; leurs noyaux sont homogènes et foncés; enfin, elles sont entourées d'un halo ou d'une capsule basophiles. C'est précisément dans cette région terminale où l'épiglotte du Chat renferme des noyaux cartilagineux vrais que la couche limitante de l'épiglotte se condense en un *véritable* périchondre avec cellules aplaties disposées parallèlement à la surface.

La description précédente s'applique presque exactement à *Chiromys* et à *Lemur varius*. Il n'y a d'autres différences qu'une abondante accumulation de glandes à la base de l'épiglotte de ces Lémuriens. Au-dessous des couches fasciculées superficielles se trouve une zone mince, gagnant en largeur vers la pointe de l'épiglotte, formée de faisceaux conjonctifs forts et rayonnants entre lesquels on voit des cellules vésiculeuses à capsule nette et d'aspect membraneux. De plus, un lacis très développé de fibres élastiques traverse l'épiglotte perpendiculairement à son grand axe. La couche limitante est d'ailleurs beaucoup plus pauvre en tissu élastique que les couches internes.

Schaffer conclut en général qu'il s'agit, pour l'épiglotte, d'une *substitution au cartilage d'un tissu graisseux; mais que cette substitution est primitive et s'opère directement au sein d'un tissu indifférent dont les éléments peuvent évoluer suivant le cas en cellules adipeuses, éléments conjonctifs ou cellules précartilagineuses.*

Nous avons soigneusement examiné l'épiglotte, fixée au liquide de Bouin, d'un *Lemur varius* bien adulte et nous y avons fait diverses constatations intéressantes (Pl. VI, fig. 4).

On peut y décrire : 1° un épithélium et un chorion infiltrés

sur la face supérieure de nodules lymphoïdes; 2° un cartilage; 3° des glandes.

1° *L'épithélium*, pavimenteux stratifié et pigmenté, semblable sur les deux faces mais plus mince du côté inférieur, ne diffère pas de celui du pharynx. Sur la face dorsale, on y rencontre fréquemment des *olives gustatives*. C'est également sur cette face et plutôt sur la ligne médiane que se trouvent les nodules lymphoïdes dont l'ensemble correspond à ce que l'on peut décrire chez les Lémuriens comme amygdale *laryngée* (Pl. VI, fig. 4). De même que dans les nodules lymphoïdes du pharynx, l'amygdale palatine exceptée, nous avons affaire ici bien plus à une volumineuse accumulation lymphoïde qu'à un véritable follicule clos.

En effet, l'organe n'est nullement limité par une couche de tissu conjonctif condensé; au contraire, le réticulum du nodule passe insensiblement au tissu conjonctif périphérique. Ce réticulum est composé de cellules étoilées à longs prolongements, de fibres conjonctives et de quelques fibres élastiques assez rares. Les éléments libres sont exclusivement des lymphocytes, sauf la présence de quelques gros mononucléaires, très rares. Comme d'habitude, l'épithélium est, en certains points, envahi par les lymphocytes sous-jacents qui s'y creusent des cavités irrégulières. Ils pénètrent jusque dans la couche desquamante.

2° *Le cartilage épiglottique* mérite plus d'attention. Nous pouvons le décrire comme un tissu complexe formé par un assemblage de fibres conjonctives et élastiques dans les mailles duquel sont répandues des cellules adipeuses et des amas de cellules cartilagineuses.

A la périphérie de la lame (Pl. VI, fig. 5) les faisceaux conjonctifs sont orientés longitudinalement et parallèlement à eux courent de fines fibres élastiques. Entre ces faisceaux conjonctifs sont réparties un assez grand nombre de cellules aplaties. Le tout constitue un *vrai* périchondre : nous y reviendrons dans un instant pour justifier notre opinion.

Ce périchondre entoure complètement la lame cartilagineuse et on peut y distinguer une lame supérieure et une lame inférieure qui sont reliées par des faisceaux perpendiculaires, assez gros et assez nombreux à la périphérie de l'organe, mais d'au-

tant plus grêles et d'autant moins abondants qu'on s'avance davantage vers le centre.

Les éléments élastiques ont une disposition exactement inverse. Les faisceaux conjonctifs transverses sont accompagnés par des fibres élastiques (Pl. VI, fig. 6), d'abord fines à la périphérie, devenant de plus en plus grosses et de plus en plus volumineuses, de véritables lames élastiques, dans la profondeur. Au centre de l'organe, il n'y a pour ainsi dire plus d'éléments conjonctifs, mais un feutrage puissant à mailles assez serrées de grosses fibres élastiques. Au total, c'est l'élément élastique qui domine de beaucoup dans cette épiglotte et qui lui donne en somme son caractère particulier.

Dans les mailles délimitées par ce tissu conjonctivo-élastique, sont répandus les cellules adipeuses et les éléments cartilagineux. Les premières, extrêmement nombreuses, sont surtout concentrées au centre de l'organe. Nous n'y avons pas trouvé de noyaux troués comme Schaffer en signale chez le Chat.

Les cellules cartilagineuses sont réunies, comme Schaffer l'avait déjà vu, en nids, en amas de quelques éléments, presque immédiatement sous-périchondraux. Elles font entièrement défaut au centre de l'organe (1).

Les cellules sont formées d'un cytoplasme et d'un noyau qui ne paraît aucunement différer de celui des cellules cartilagineuses vraies qu'on peut observer dans le cartilage hyalin d'autres parties du larynx. Certaines sont *contractées dans leur capsule*, d'autres la remplissent entièrement, mais il ne nous a aucunement semblé qu'il y ait là deux éléments d'espèces différentes. Les noyaux sont parfaitement identiques. Nous n'avons donc rien vu qui permette de décrire, à l'exemple de Schaffer, deux espèces d'éléments dissemblables. Ces éléments sont plongés dans une substance fondamentale et entourés d'une capsule mince, mais *très nette*. Les réactions chromatiques de l'une et de l'autre sont semblables, mais la capsule se colore toujours plus fortement, montrant qu'elle n'est qu'une condensation de la substance fondamentale.

L'hématoxyline colore l'une et l'autre en bleu ; la thionine

(1) La fig. 9, pl. VI se rapporte à *Lemur catta* (individu de collection). Les cellules adipeuses et les nids cartilagineux sont particulièrement bien apparents.

étendue, métachromatiquement en rouge ; l'Unna, et le bleu de toluidine également en rouge métachromatique. On se rappelle que Schaffer affirme que la thionine à un demi p. 100 ne colore pas cette substance fondamentale. Elle la colore cependant et d'une façon parfaite. C'est même un excellent procédé pour mettre les nodules cartilagineux en évidence. Ils apparaissent alors nettement colorés en rouge au milieu d'un ensemble diversement teinté de bleu. La safranine, enfin, leur donne une teinte jaune métachromatique.

Il y a lieu de remarquer que les colorations que nous venons de rapporter n'intéressent pas également toute la masse de la substance fondamentale ; tout d'abord, les capsules sont toujours très fortement teintées; d'autre part, surtout avec les colorants bleus (Unna, thionine, toluidine), la substance fondamentale se montre parcourue de fibrilles irrégulières, orientées dans tous les sens, et beaucoup plus intensément colorées que le reste ; entre ces fibrilles se voient des granulations plus ou moins abondantes. Au contraire, avec la safranine, c'est l'aspect granuleux qui domine. Une préparation bien différenciée et examinée à un très fort grossissement permet de localiser exclusivement sur ces granulations la coloration jaune métachromatique.

Au total, l'aspect de ces grains et de ces fibrilles ne paraît pas absolument normal, et nous ne serions pas très étonnés que l'hétérogénéité de cette substance fondamentale ne soit que le résultat d'un *artefact*. Mais peut-être aussi cet artefact, cette fixation défectueuse, ne font-il que mettre en évidence une structure fine qui serait invisible sur du tissu trop bien fixé. Remarquons en dernier lieu que Schaffer signale et figure l'apparence vaguement fibrillaire de la substance fondamentale des nodules pseudo-cartilagineux de l'épiglotte du Chat.

Sans doute, ces nodules cartilagineux diffèrent sensiblement des nodules de cartilage hyalin, comme on en peut voir chez le Chat (et qui sont absents chez *Lemur*) ; aussi, Schaffer conclut-il qu'il ne peut être question ici de véritables cellules cartilagineuses, de véritable tissu cartilagineux; et cependant, l'auteur dit quelque part que le tissu de l'épiglotte du Chat rappelle assez le cartilage muqueux d'Ammocète.

Il nous semble que Schaffer exagère les différences entre le cartilage de l'épiglotte et le cartilage hyalin vrai. Les cellules nous ont semblé tout à fait identiques, et même ce caractère (assez fâcheux à invoquer, puisqu'il provient d'un traitement histologique imparfait) de la rétraction du cytoplasme dans sa capsule se retrouve parfaitement dans les nodules de l'épiglotte de *Lemur varius*. Les réactions de la substance fondamentale sont essentiellement les mêmes, d'après nos observations. Seules, les capsules sont beaucoup plus minces. Mais elles existent, et sans doute cet unique caractère différentiel n'est-il pas suffisant. D'ailleurs, Schaffer a lui-même vu, décrit et figuré ces capsules. Dans ces conditions nous pouvons considérer les nodules comme constitués de tissu cartilagineux vrai, sans doute non identique au cartilage hyalin ; mais est-il indispensable qu'il en soit ainsi?

Le « tissu de soutien vésiculeux » de Schaffer n'est que du tissu cartilagineux.

Revenons maintenant au périchondre, c'est-à-dire à ce que Schaffer appelle la couche limitante. Un périchondre, par définition, est un lacis formé de faisceaux conjonctifs entremêlés de cellules aplaties qui deviennent des cellules cartilagineuses en s'entourant de substance fondamentale. Eh bien, il en est ainsi pour le périchondre de l'épiglotte. Outre que sa structure est celle d'un périchondre, on peut voir en certain points, à la partie profonde, entre deux faisceaux conjonctifs, une ou plusieurs cellules déjà entourées d'une certaine quantité de substance fondamentale, que ses réactions chromatiques mettent bien en évidence.

Dans ces conditions, le nom de *périchondre* nous paraît devoir être employé.

En résumé, nous décrirons l'épiglotte de *Lemur varius comme formée d'une lame conjonctive soutenue par un cartilage d'un type tout spécial. Ce dernier est à la fois fibreux et élastique ; il renferme de très nombreuses cellules adipeuses ; les cellules cartilagineuses, remarquables par leur capsule mince, sont peu nombreuses et distribués en nids, en amas, localisés sur les deux faces de l'organe.*

3° L'épiglotte de *L. várius* est encore remarquable par le

très abondant développement des glandes qui constituent presque totalement la base de l'organe. De plus, certains follicules pénètrent même plus profondément et on peut en voir souvent dans la partie moyenne au sein même du cartilage épiglottique (Pl. VI, fig. 4). Ces glandes ne font pas à proprement parler partie de l'épiglotte. Ce sont plutôt des émanations de la puissante masse glandulaire comprise entre la partie supérieure du thyroïde et le muscle thyro-aryténoïdien supérieur. Ces glandes se développent vers la partie supérieure et envoient des ramifications jusque dans la base de l'épiglotte.

Cartilage de la bande musculaire (Pl. VI, fig. 7). — On se rappelle que la bande musculaire renferme sur sa face interne, immédiatement au-dessous de la muqueuse, un nodule de tissu cartilagineux. Sa structure, très singulière, rappelle celle du cartilage épiglottique, sans s'y superposer exactement.

Le nodule est entièrement entouré par un périchondre très semblable à celui de l'épiglotte, mais encore plus pauvre en éléments élastiques. La nature périchondrale de cette couche ne peut faire aucun doute ; d'une part, on voit à la partie profonde ses cellules s'entourer d'une auréole possédant les réactions de la substance cartilagineuse ; d'autre part, on voit les plus profonds de ces faisceaux conjonctifs pénétrer dans la substance interstitielle du cartilage et y disparaître peu à peu en perdant leur acidophilie.

Le processus semble identique à celui qui se rencontre dans le cartilage le plus typique.

La structure du cartilage diffère de celle de l'épiglotte : 1° par l'absence d'orientation dominante ; 2° par la proportion différente des divers éléments.

Les faisceaux conjonctifs sont beaucoup plus rares, plus uniformes aussi sous le rapport de la taille que dans l'épiglotte ; les fibres élastiques sont orientées dans tous les sens, beaucoup plus fines et plus régulières. La substance fondamentale est beaucoup plus abondante. Les réactions de cette substance sont identiquement les mêmes ; mais les capsules sont plus minces et en général moins nettement différenciées. Enfin, les cellules sont plus nombreuses et un peu plus volumineuses ; noyau et protoplasme sont identiques. Elles sont toutes semblables et le plus souvent rétractées dans leur capsule.

Pour compléter la comparaison avec l'épiglotte, ajoutons que le centre du nodule renferme un assez grand nombre de cellules adipeuses de forte taille, fréquemment pourvues de noyaux annulaires.

Ainsi, par sa composition histologique, le nodule cartilagineux de la bande musculaire semble être vraiment un fragment détaché de l'épiglotte. On a vu que c'est l'opinion de Citelli (1904, 1906).

Les différences, notamment le défaut d'orientation des éléments, s'expliquent suffisamment par la forme à peu près isodiamétrique du nodule opposée à la conformation lamelleuse de l'épiglotte.

SAC LARYNGO-TRACHÉAL

Lemur varius possède, comme nous l'avons déjà signalé, un sac laryngo-trachéal unique, impair, médian, dorsal, placé entre la trachée et l'œsophage (fig. XIX et XX).

Si *L. varius* est le seul représentant du genre qui possède un semblable diverticule laryngien, il n'en est pas de même chez d'autres Lémuriens. Milne-Edwards (1874) a décrit un sac absolument analogue chez *Indris brevicaudatus*. « Cet organe, dit-il (le larynx), est en communication avec une poche membraneuse de forme ovoïde et de dimensions assez considérables, suspendue en arrière de la trachée, en avant de l'œsophage, et s'ouvrant au-dessous du cartilage cricoïde par un orifice occupant la partie postérieure des deux premiers anneaux de la trachée... Les parois sont complètement indépendantes de la trachée et de l'œsophage ; elles n'y sont reliées que par quelques bandes de tissu conjonctif et par des fibres musculaires faisant suite aux faisceaux constitutifs du constricteur inférieur du pharynx. » Cette description est accompagnée de plusieurs figures représentant l'organe et ses relations avec les parties voisines.

Rien d'analogue n'existe chez les *Propithèques* et les *Avahis* d'après Milne-Edwards, et en ce qui concerne les *Avahis* nous avons pu vérifier le fait.

L'absence de ce sac chez ces deux animaux si voisins de l'*Indris*, rend plus remarquable sa présence chez un Lémurien sensiblement différent, *Lemur varius*.

Il est intéressant de rappeler que Mayer, dès 1852, avait vu et très sommairement décrit ce sac ; c'est la seule référence bibliographique que nous fournissent les traités classiques (Max Weber, 1904). Cependant, l'Atlas de l'*Histoire naturelle de Madagascar* renferme une planche intitulée *Anatomie des Lemur*, et où nous voyons représenté sous ses diverses faces un larynx pourvu d'un sac laryngien trachéal.

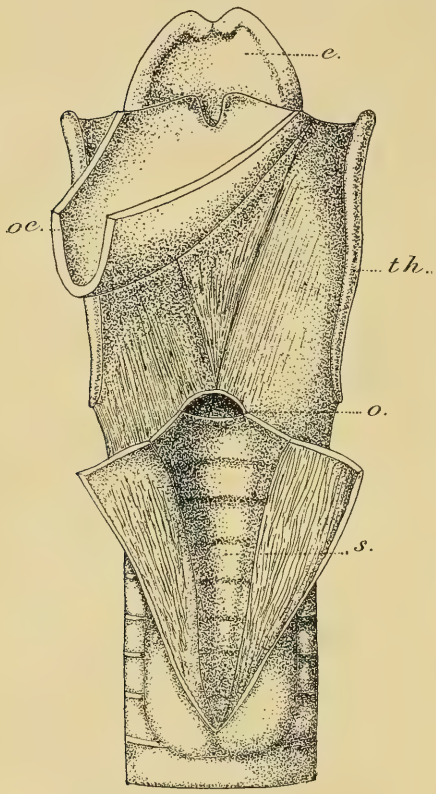


Fig. XX. — *Lemur varius*. — Face dorsale du larynx ; le sac représenté ouvert sur la ligne médiane dorsale : *e*, épiglotte ; *th*, thyroïde ; *o*, ouverture du sac dans le larynx ; *s*, sac laryngo-trachéal.

Le texte correspondant à ces planches n'a jamais paru. Il n'y a pas de doute cependant que ces figures se rapportent à *Lemur varius* et que, par conséquent, Milne-Edwards et Grandidier ont également découvert le diverticule trachéal de cet animal.

Plus récemment enfin, ce sac a été figuré, d'ailleurs très imparfaitement, mais non décrit par E. Mayer (1902). En résumé le sac laryngien de *Lemur varius* n'a jamais fait l'objet d'une étude complète.

Quand on examine la face dorsale interne du larynx de *Lemur varius*, on aperçoit une sorte d'ouverture conique dirigée en arrière et en bas. C'est l'orifice du sac trachéal. Cet orifice est compris entre le bord inférieur du cricoïde et le premier anneau de la trachée (fig. XVII) dont le bord supérieur est découpé par une encoche presque demi-circulaire : cet anneau est d'ailleurs sensiblement plus long que les suivants. On se rappelle que d'après Milne-Edwards les deux premiers anneaux trachéens de

l'Indris étaient incomplets. Il n'en est pas ainsi chez *Lemur varius*.

Le sac présente une forme ovoïde et mesure de deux à trois centimètres de long et de sept à huit millimètres de large, selon l'état de la rétraction. Il est beaucoup plus adhérent à la trachée qu'à l'œsophage, car une nappe de tissu conjonctif lâche assez résistante entoure les deux organes. Par contre, le sac laryngien du *Lemur varius* est complètement dépourvu de muscles : il n'y a rien qui rappelle cette sorte de sangle musculaire émanée des constricteurs du pharynx que décrit et figure Milne-Edwards à la base du sac de l'Indris.

La structure des diverticules laryngiens des Mammifères n'a guère été étudiée que par Ehlers (1881), Fick (1895) et E. Meyer (1902) ; il résulte de ces quelques observations (chez les Singes) que les sacs laryngiens sont formés d'un tissu conjonctif chargé de fibres élastiques, recouvert d'un épithélium simple, souvent cylindrique, parfois aplati. Les glandes y sont généralement présentes mais distribuées d'une façon très variable.

Les parois du sac laryngien de *Lemur varius* sont minces, plus épaisses vers la base, plus ténues vers l'extrémité. A l'état de rétraction, on y voit de nombreux plis, surtout répartis à la base et sur les côtés, beaucoup plus minces vers l'extrémité.

La structure histologique est assez intéressante. De dedans en dehors on y trouve (Pl. VI, fig. 8) :

1° Un épithélium du type stratifié cylindrique cilié, tout à fait semblable à celui qui tapisse la trachée et une partie du larynx. Les glandes, même unicellulaires, y font absolument défaut. Cet épithélium repose sur une basale particulièrement riche en fibres élastiques.

2° Un chorion formé de tissu conjonctif lâche avec nombreuses cellules conjonctives et fibres élastiques abondantes, fines, dirigées dans tous les sens.

L'ensemble de l'épithélium et du chorion constitue une muqueuse qui, à l'état de rétraction des parois de l'organe, est assez fortement plissée par l'effet de la tunique élastique.

3° Une tunique élastique particulièrement épaisse à la base de l'organe. Elle se compose de deux couches. Dans l'interne,

un véritable réseau élastique très puissant est constitué par des fibres élastiques, parfois de véritables lames élastiques très volumineuses. Les mailles de ce réseau, disposées dans le sens longitudinal, sont occupées par des faisceaux conjonctifs très volumineux dirigés également dans le sens longitudinal. La couche externe est constituée à peu près comme l'interne, mais le réseau élastique est moins puissant et les mailles sont plutôt transversales. Cette couche interne se continue avec la nappe conjonctive qui entoure la trachée à laquelle le sac est, par suite, assez fortement adhérent.

En somme, le sac laryngo-trachéal possède une structure assez analogue à celle de la trachée, sauf, bien entendu, qu'il est dépourvu de cartilage. Anatomiquement et histologiquement, il est donc permis de le considérer comme une évagination de de la membrane qui relie le bord inférieur du cricoïde au premier anneau de la trachée (ligament crico-trachéal).

Les sacs laryngiens et trachéaux sont assez répandus chez les Mammifères et ont donné lieu à beaucoup de travaux. Leur position est extrêmement variable. Dans un récent travail d'ensemble, Bartels (1905) a donné une classification et une terminologie rationnelle de ces diverticules basée sur la région où ils débouchent. Il propose pour le sac de l'Indris le nom de sac laryngo-trachéal postérieur, expression parfaitement adéquate et que nous avons adoptée. Ce sac, dit Bartels, semble particulier aux Lémuriens. Cependant, les Chiroptères nous offrent quelque chose d'analogue.

Dans un travail sur l'anatomie des Chauves-Souris, Robin (1881) décrit chez *Rhinolophus* et *Nycteris* deux ampoules qui débouchent dans le larynx du côté dorsal, entre le cricoïde et le premier anneau trachéal. De plus, une troisième ampoule impaire, mais également dorsale, s'ouvre dans la traché par un orifice étroit situé au niveau du quatrième anneau. Les ampoules paires, d'après Robin, ne semblent avoir d'homologue dans aucun groupe de Mammifères. L'ampoule impaire, au contraire, « est absolument comparable au sac trachéen décrit par A. Milne-Edwards chez les Lémuriens du genre *Indris*.. ». Bartels s'élève contre une telle interprétation et à juste titre. Il est absolument évident en effet que l'ampoule impaire *trachéale*

du Rhinolophe ne peut être homologue au sac *laryngo-trachéal* des Lémuriens. Tout au contraire, il est tout indiqué de rapprocher et même d'homologuer ce sac laryngo-trachéal du *Lemur* et de l'*Indris* avec les deux ampoules *laryngo-trachéales* du Rhinolophe.

Le rôle du sac laryngien du *Lemur varius* est, comme celui de tous les diverticules laryngiens, assez obscur. « Le cri de l'Indris, dit Milne-Edwards, est très différent de celui des autres Lémuriens. C'est une sorte d'aboiement qui a valu à cet animal le surnom populaire hova de Amboanala ou Chien de forêt... » Et après avoir rappelé que la base du sac est entourée d'une ceinture musculaire formée par des fibres émanées du constricteur inférieur du pharynx, il ajoute : «... L'air peut en être expulsé brusquement par la contraction de ces fibres et s'ajouter à la colonne de fluide que les poumons lancent entre les cordes vocales. » Cette interprétation du rôle du sac laryngien est probablement tout à fait inexacte. En effet, le sac de l'Indris n'est pourvu de muscles qu'à sa base, et la contraction de ces muscles aurait simplement pour effet d'interrompre sa communication avec le larynx.

Chez *Lemur varius*, où les muscles sont complètement absents, l'hypothèse est encore bien plus certainement inexacte. Il est probable que cet organe peut fonctionner de deux manières différentes. Gonflé par la pression de l'air émis par les poumons, la glotte étant fermée, il doit pouvoir d'une part jouer le rôle de caisse de résonance au moment où la glotte s'ouvre ; d'autre part, revenant sur lui-même grâce à son élasticité très développée, ajouter comme le pense Milne-Edwards, mais par un processus *purement passif*, une certaine quantité d'air à celui qui est émis par les poumons. Nous ne croyons pas que ce dernier rôle soit bien considérable : d'une part, ce sac n'est pas très volumineux à l'état de rétraction ; d'autre part, si on considère les plis dont sa muqueuse est ornée à ce même état de rétraction, on peut se rendre compte qu'il faut relativement peu de chose pour la déplisser complètement et l'amener à son maximum d'extension. Le sac complètement gonflé ne doit pas être très volumineux. En conséquence, son rôle comme réservoir d'air doit être bien peu important.

B. — **Hapalemur griseus** (E. Geoff.).

Nous n'avons trouvé aucune indication bibliographique se rapportant à cette espèce. Bien que le genre *Hapalemur* soit extrêmement voisin de *Lemur*, cependant son larynx présente quelques caractères différentiels intéressants.

Le pharynx est remarquable par le très faible développement du repli muqueux qui constitue le pilier antérieur. Le bord libre, saillant, est membraneux et glandulaire dans sa partie médiane (rudiment de luette). De cette saillie partent les piliers postérieurs, purement muqueux comme d'ordinaire, mais beaucoup mieux développés que les piliers antérieurs. Ajoutons enfin que le bord libre du voile ne présente pas ce bourrelet si remarquable du *Lemur vârius* et que l'épiglotte est nettement intranariale. L'amygdale palatine, assez bien développée, est parfaitement sphérique, presque pédiculée ; on n'y observe rien qui rappelle une fossette supra-amygdalienne. Elle appartient donc au type d'amygdale saillante de Seccombe Hett et Butterfield, avec cette particularité remarquable que toute trace de fossette a totalement disparu.

L'épiglotte pénètre peu profondément dans le larynx et il y a même là un contraste très net avec *Lemur varius*. Le pli latéral est présent. Examinons en effet une coupe frontale. De bas en haut nous trouvons les parties suivantes : la corde vocale, haute, mince, purement membraneuse dans sa portion antérieure, en partie musculaire (m. thyro-aryténoïdien inférieur) dans sa portion postérieure. Dans cette même région pénètre l'apophyse vocale de l'aryténoïde, sur laquelle se fixe le muscle thyro-aryténoïdien inférieur (Pl. VI, fig. 13) ; Pl. VII, fig. 6).

Au-dessus se trouve le ventricule de Morgagni à la partie supérieure duquel le thyro-aryténoïdien supérieur fait une très volumineuse saillie. Cette saillie n'est autre que la *bande musculaire*. Cette bande est pourvue d'un cartilage sésamoïde, de même que le repli ary-thyroïdien latéral est pourvu d'un cartilage de Wrisberg. Il convient de remarquer que le thyro-aryténoïdien supérieur n'est pas histologiquement distinct de l'inférieur. Si nous décrivons cependant deux thyro-aryténoïdiens,

c'est en raison de ce fait que les faisceaux qui pénètrent dans la corde vocale se fixent à l'apophyse vocale et que ceux de la bande musculaire s'insèrent dans la fossette hémisphérique et à l'apophyse musculaire. La disposition est donc la même que chez *Lemur varius*. De plus, une autre disposition remarquable achève de donner à ce larynx un aspect très particulier. La corde vocale et la bande musculaire sont soudées dans une partie de leur trajet ; il en résulte que le ventricule est assez court et n'atteint guère que la moitié environ de la longueur antéro-postérieure du larynx. Cette disposition est intéressante, car elle fait le passage entre celle de *Lemur varius* et celle de *Chiromys* où la coalescence est complète et où le ventricule a, par suite, complètement disparu.

Enfin, au-dessus de la bande musculaire, un bourrelet muqueux, non plus membraneux comme chez *Lemur várius*, mais arrondi, représente la bande ventriculaire ; il est à remarquer que l'ensemble de la bande ventriculaire et de la bande musculaire possède une forme arrondie qui conserve bien mieux que chez *Lemur varius* un aspect massif. On a nettement l'impression ici que la bande musculaire n'est que la différenciation de la partie inférieure de la bande ventriculaire (Pl. VII, fig. 6). Signalons encore le développement tout particulièrement net du tissu fibreux de la bande ventriculaire.

En dehors de la bande ventriculaire, enfin, un léger bourrelet, qui est d'ailleurs partiellement soudé à la bande ventriculaire à ses deux extrémités, représente le repli aryténo-thyroïdien ; ici son homologie avec le repli ary-épiglottique latéral ne peut prêter à la moindre discussion, car en effet, immédiatement au-dessous de lui, nous trouvons un nodule cartilagineux élastique qui n'est autre que le cartilage de Wrisberg. Ainsi se trouve corroborée l'interprétation que nous avons donnée plus haut de la nature de ce repli.

Enfin, en dehors du repli ary-thyroïdien, se voit le large vestibule laryngien dont la paroi externe est formée par du tissu glandulaire. Ici encore, on a l'impression que cette cavité est formée par le refoulement d'une paroi externe peu résistante. Ce refoulement a eu pour effet de mettre en saillie la bande ventriculaire.

En résumé, *Hapalemur griseus*, bien qu'appartenant nettement à la même série que *Lemur* en diffère par une disposition plus primitive du repli ary-thyroïdien, de la bande ventriculaire et musculaire et par la conservation du cartilage de Wrisberg. Par contre, la soudure partielle du pli ary-thyroïdien avec la bande ventriculaire est un symptôme d'une concentration des divers replis que nous allons voir se continuer plus loin.

C. — **Microcebus minor** (E. Geoff.).

Nous avons examiné un *Microcebus minor* adulte et trois individus très jeunes, conservés dans l'alcool fort depuis très peu de temps, et dont la conservation était très satisfaisante. Il nous semble très probable que les trois derniers individus appartenaient à l'espèce *Microcebus minor*, bien que leur état de jeunesse ait rendu la détermination très difficile. Quoi qu'il en soit, leur attribution au genre *Microcebus* ne peut faire aucun doute.

La bibliographie ne contient aucun renseignement relatif aux Microcèbes. Ces animaux sont extrêmement voisins des Lemurs; il est néanmoins assez intéressant de les examiner ne fût-ce que pour se faire une idée de l'étendue des variations que peuvent manifester les caractères du pharynx et du larynx dans des formes très voisines.

Pharynx. — Comme chez tous les Lémuriens, le pharynx est complètement divisé en deux régions le naso-pharynx et le bucco-pharynx, communiquant par un isthme très étroit. De plus, l'épiglotte est ici nettement intranariale, de telle sorte que, plus encore que chez *Lemur*, les voies digestives et les voies aériennes sont complètement isolées.

Le voile du palais est remarquable par un bord libre, mince, presque transparent, assez large, moins cependant que chez *Tarsius* et *Galago*. Les piliers antérieurs n'ont rien de particulier, mais les piliers postérieurs, bien individualisés, sont très saillants, à peu près demi-circulaires, et se réunissent presque à leur extrémité inférieure. Ils constituent ainsi une sorte de sphincter qui entoure l'orifice glottique et qui, en se contractant, contribue à isoler les voies aériennes et les voies digestives.

Les amygdales sont représentées : 1° par une amygdale pharyngienne réduite à quelques nodules peu développés (chez l'adulte); 2° une amygdale palatine remarquable par son très faible développement, sa forme lenticulaire aplatie, et par une fossette rétro-amygdalienne. Comme chez *Lemur varius*, le tissu lymphoïde est développé sur les deux faces de la fossette.

Larynx. — Il se différencie assez nettement de celui de *Lemur*

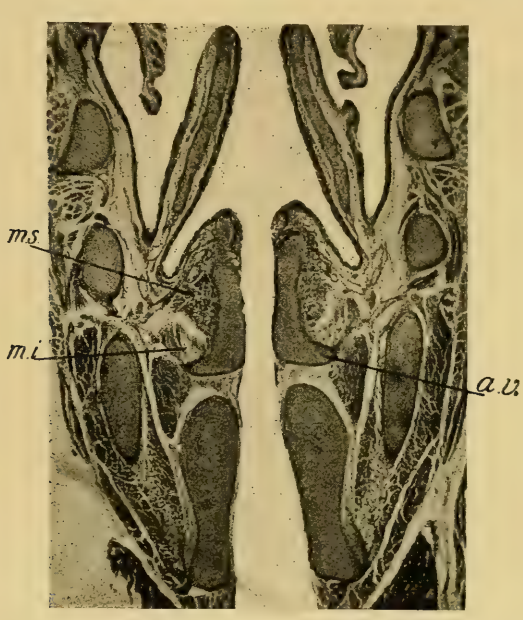


Fig. XXI. — *Microcebus minor*. — Coupe frontale dans le larynx d'un jeune, passant par les aryténoïdes ; montre les muscles thyro-aryténoïdien supérieur *m.s.*, et inférieur *m.i.*, s'insérant le premier dans la fossette hémisphérique, le second sur l'apophyse vocale *a.v.*

varius par diverses particularités. C'est tout d'abord l'absence du repli ary-thyroïdien ; sans doute est-il absorbé par la bande ventriculaire. Cette dernière est arrondie, large, bien plus semblable à celle de *Hapalemur* qu'à celle de *Lemur varius*. La bande musculaire, assez bien développée, fait saillie à l'entrée du ventricule de Morgagni. L'ensemble de cette bande et de la bande ventriculaire constitue un tout massif, comme chez *Hapalemur*, donnant bien l'impression que le pli musculaire n'est qu'une différenciation de la bande ventriculaire (Pl. VII, fig. 5).

Le cartilage sésamoïde est bien développé. Chez le jeune,

tout au moins, on le suit très facilement jusqu'à l'aryténoïde, ou plutôt jusqu'au cartilage corniculé avec lequel il se soude. C'est donc là une disposition primitive. Il est formé de cartilage graisseux analogue à celui de l'épiglotte. Il n'y a pas de cartilage de Wrisberg.

La corde vocale est bien développée. Le ventricule de Morgagni n'a rien de spécial; quant au vestibule du larynx, sa paroi externe est, comme d'habitude, formée par du tissu glandulaire.

Les muscles thyro-aryténoïdiens méritent également quelques remarques. Le thyro-aryténoïdien supérieur, de beaucoup le plus développé, fait sensiblement peu saillie. Il en résulte que la bande musculaire n'existe pour ainsi dire point extérieurement. Elle existe pourtant anatomiquement, puisque le thyro-aryténoïdien supérieur, son muscle propre, est bien développé.

Ce faisceau supérieur du muscle vocal s'insère très nettement à la fossette hémisphérique, mais quelques faisceaux cependant partent de l'apophyse musculaire. Le thyro-aryténoïdien inférieur, beaucoup plus petit, pénètre beaucoup moins avant encore dans la corde vocale que chez *Lemur varius*. Il s'insère à l'apophyse vocale (fig. XXI).

Nous ne pouvons rien dire de précis de la structure de l'épiglotte, si ce n'est qu'elle est extrêmement glandulaire à la base. Elle est recouverte d'un épithélium pavimenteux stratifié sur sa face externe, comme d'ailleurs tout le reste du pharynx, cylindrique cilié sur sa face interne Le larynx est tout entier cylindrique cilié, sauf sur la corde vocale, qui est sur sa plus grande surface recouverte d'un épithélium stratifié pavimenteux.

Quant aux glandes, on en trouve : à la base de l'épiglotte, au-dessous de la corde vocale, sur la face externe des cartilages corniculés, sur la région postérieure du larynx, au niveau et en avant du chaton cricoïdien.

V. — INDRISIDÉS

Nous n'avons pu nous procurer aucune pièce anatomique se rapportant aux *Indris*. Par contre, nous avons examiné le pha-

rynx et le larynx de *Propithecus verreauxi* Grand., *Propithecus deckeni* A. Grand. et *Avahis laniger* (Gm.).

PHARYNX

Grandidier et Milne-Edwards ont très sommairement décrit le pharynx des Indrisidés. Ils se contentent de signaler le faible développement des piliers du voile du palais et l'absence de luette. Les amygdales, qu'ils décrivent avec les glandes salivaires, sont « petites, tuberculiformes, et constituent des saillies très élevées à bords coupés abruptement. De nombreuses glandules existent dans leur intérieur et viennent s'ouvrir dans des dépressions ovalaires ».

Les pièces dont nous avons pu disposer étaient malheureusement mal conservées ; aussi la précision des observations s'en ressent-elle sensiblement.

Nous ne saurions dire avec certitude si l'épiglotte est réellement intranariale. Comme d'habitude, l'isthme naso-pharyngien est rétréci en quelque sorte à la mesure de l'ouverture du larynx. Le voile du palais est fortement glandulaire et peu musculeux. Les piliers antérieurs sont peu saillants mais très larges ; les piliers postérieurs, formés par un bourrelet du bord libre du voile, sont mieux individualisés ; il n'y a pas de luette, sinon une légère saillie sur la ligne médiane du bord libre du voile, d'ailleurs purement muqueux. Nous retiendrons simplement ce fait que, dans l'ensemble, le pharynx de *Propithecus* et *Avahi* rappelle beaucoup celui de *Lemur*, ce qui semble fort naturel si on considère la parenté réelle de ces animaux.

L'amygdale palatine cependant est différente. Chez les *Lemur* elle était du type sacciforme. Chez les Indrisidés au contraire elle se présente sous la forme d'une forte proéminence vaguement ovalaire, à surface irrégulière, mamelonnée, percée de nombreuses dépressions peu profondes ; il n'y a plus trace de la fosse supratonsillaire des *Lemur*. Dans l'ensemble, elle rappelle bien plus l'amygdale de *Chiromys* et de *Hapalemur* que celle des Lemurs.

LARYNX

Milne-Edwards et Grandidier ont très sommairement étudié le larynx des Indrisidés. Chez l'*Indris* les aryténoïdes sont petits, leur branche inférieure (apophyse vocale) se prolonge beaucoup. L'épiglotte est grande, peu mobile. Les cordes vocales supérieures sont plus béantes que chez les *Propithèques*, les ventricules sont assez profonds. Enfin, un sac laryngien médian, dorsal, caractérise très nettement le larynx de ces animaux. Nous y avons fait allusion précédemment.

Chez *Propithecus* les aryténoïdes sont surbaissés et surtout développés dans leur portion latéro-inférieure. Les muscles aryténo-épiglottiques sont très puissants. L'*Avahis* est constitué de la même manière que *Propithecus*, mais les ventricules sont plus profonds. Chez ces trois animaux Milne-Edwards et Grandidier admettent l'existence de deux cordes vocales, l'une supérieure, l'autre inférieure.

Nous n'avons pas pu nous procurer de pièces se rapportant à l'*Indris* mais nous avons examiné comparativement *Propithecus verreauxi*, *Propithecus deckeni* et *Avahis laniger*. Il n'y a pas lieu d'envisager séparément ces trois types, qui sont constitués sur le même plan.

L'épiglotte est relativement très courte et ne pénètre pas dans l'intérieur du thyroïde. La membrane thyro-épiglottique est donc très développée et très large, surtout sur la ligne médiane. Elle n'est pas non plus très étendue vers l'arrière, de telle sorte que le pli latéral est assez grand. Le grand développement de la membrane thyro-épiglottique a pour effet de déterminer un élargissement marqué sur les côtés du vestibule du larynx. Du bord supérieur du thyroïde jusqu'à l'aryténoïde s'étend en effet un fort bourrelet qui contient en partie le muscle aryténo-thyroïdien supérieur et que nous pouvons homologuer à la bande musculaire. Le bord supérieur du muscle est recouvert d'un bourrelet conjonctivo-élastique, divisé dans la région antérieure par un faible sillon en deux autres bourrelets. La portion interne peut être comparée à la *bande ventriculaire* de *Lemur varius*, la

portion externe au pli *ary-thyroïdien*, mais, comme on le voit, ce dernier à perdu ses connexions primitives. Il n'existe plus qu'à l'état d'indication.

La *corde vocale* est assez courte, peu élevée, purement membraneuse dans sa région antérieure. Le ventricule est assez réduit.

Avahis laniger est constitué à peu près comme *Propithecus*, les seules différences consistent dans le moindre développement de l'aryténoïde.

En somme, les Indrisidés ne diffèrent des Lémuridés que par les particularités suivantes : réduction de l'épiglotte ; développement remarquable de la membrane thyro-épiglottique et accroissement corrélatif des dimensions du vestibule ; réduction de la bande ventriculaire, fusion presque complète avec le repli ary-épiglottique et la bande musculaire. Il est à remarquer que sans la connaissance de *Lemur* l'interprétation de l'anatomie du larynx des Indrisidés aurait été impossible.

VI. — CHIROMYIDÉS

On sait que la famille des Chiromyidés se compose d'une seule espèce, *Chiromys madagascarensis* (E. Geoff.), exclusivement cantonnée dans l'île de Madagascar. Cet animal se distingue nettement des autres Lémuriens de la grande île par un ensemble de caractères, notamment dans la dentition, les organes génitaux, etc., qui le mettent un peu à part et qui ont, depuis longtemps, attiré l'attention des zoologistes.

Aussi s'explique-t-on que les travaux auxquels le *Chiromys* a donné lieu soient assez nombreux. Récemment encore, Zuckerkandl (1900) a donné une monographie assez détaillée de son organisation. Nous n'avons pas eu la chance de nous procurer de *Chiromys* vivants, mais nous avons pu examiner deux adultes, l'un mâle, l'autre femelle, et un très jeune individu à peine âgé de quelques jours.

PHARYNX

Owen, puis Zuckerkandl (1900) ont sommairement examiné

le pharynx de *Chiromys*. Le dernier insiste spécialement sur l'absence deluette et fait remarquer que le bord inférieur du voile est fortement concave, de telle sorte qu'il s'applique intimement sur l'épiglotte. Il signale particulièrement à la voûte du pharynx une infiltration lymphoïde circonscrite à convexité dirigée en avant vers le vomer. C'est l'amygdale pharyngienne. Zuckerkandl semble avoir vu cet organe chez l'adulte, tandis que nous ne l'avons nous-mêmes rencontré que chez un jeune individu.

Comme chez tous les Lémuriens, l'orifice du naso-pharynx

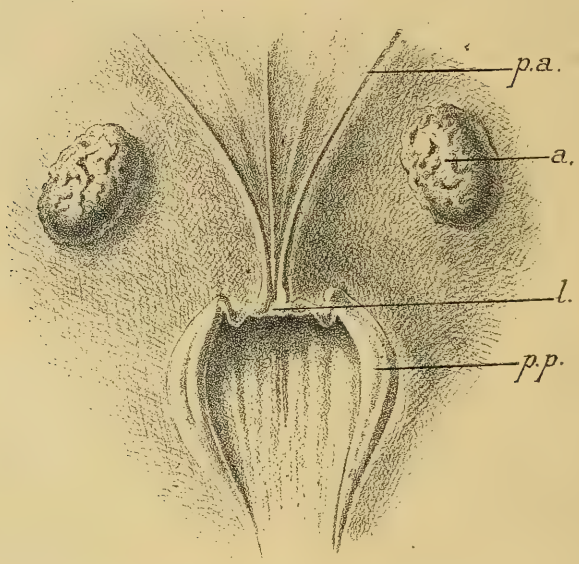


Fig. XXII. — *Chiromys madagascariensis*. — Pharynx ; *p.a.*, piliers antérieurs ; *p.p.*, piliers postérieurs ; *l.*, luette ; *a.*, amygdale.

est fortement rétréci, mais l'épiglotte ne nous a pas semblé intranarienne. Le voile du palais est fort épais et sa surface buccale à peu près lisse. Son bord libre, en forme de fer à cheval, est assez fortement renflé et constitue les piliers postérieurs (fig. XXII, *p.p.*), qui se perdent en arrière dans la paroi dorsale du pharynx. Sur la ligne médiane ce bord est particulièrement renflé. Il y a formation d'un véritable rudiment de luette *l.*, mais purement muqueuse et complètement dépourvue de muscles. Les muscles propres au pilier postérieur sont fort développés. Ils sont surtout disposés dans l'épaisseur même du

voile; mais, à l'inverse de ce que nous avons vu jusqu'ici, quelques faisceaux pénètrent dans la portion membraneuse du pilier (Pl. VI, fig. 12). Pour la première fois, le pilier postérieur devient musculaire. L'ensemble des muscles de ce pilier constitue autour de l'orifice naso-pharyngien une sorte de sphincter assez puissant qui, au moment de la déglutition, doit appliquer fortement la partie membraneuse du pilier postérieur contre les bords de l'épiglotte.

Inversement, les piliers antérieurs *p.a.* sont bien moins saillants, moins apparents, mais les muscles correspondants, sont également très développés.

Amygdales. — Les amygdales palatines se trouvent situées très latéralement (fig. XXII, *a.*) et tout contre la base de la langue. Elles sont remarquables par leur apparence irrégulière, vaguement arrondie, leur surface mamelonnée, et percée de nombreuses petites dépressions. On peut en conséquence les ranger dans le type « tonsilles proéminentes » (solid projecting tonsils) de Seccombe Hett et Butterfield. Ce type d'amygdale ne diffère pas essentiellement du type tubulaire ou sacciforme. La fosse rétro-amygdalienne est seulement remplacée par un récessus peu profond, irrégulier, dont le tissu lymphoïde déborde l'orifice de tous les côtés. En général, la lèvre inférieuro-interne de cet orifice est encore beaucoup plus chargée de tissu lymphoïde que la supérieuro-externe. Chez l'un des *Chiromys* que nous avons étudiés, aucun orifice n'était visible extérieurement. Mais, sur les coupes, nous avons trouvé des cavités complètement closes recouvertes d'un épithélium assez semblable à celui qui recouvre le pharynx et l'amygdale elle-même.

Le développement du tissu adénoïde autour de l'orifice de ces cavités avait évidemment déterminé leur oblitération totale. Et en effet, chez un autre *Chiromys* (Pl. VI, fig. 11), nous avons pu voir une cavité relativement profonde, s'ouvrant du côté externe par un orifice libre. Nul doute que cette cavité, anormalement grande chez ce spécimen, ne soit le reste de la fosse supratonsillaire primitive. On voit donc comment la tonsille compacte dérive de la tonsille sacciforme : la fosse supratonsillaire se réduit et se divise en petites cavités secondaires ;

l'orifice de ces cavités s'oblitère et elles-mêmes ne tardent pas sans doute à dégénérer.

La structure de l'amygdale palatine de *Chiromys* nous a semblé à peu près identique à celle de *Lemur varius*. Nous ne pouvons rien dire de plus précis en raison de la conservation histologiquement imparfaite de nos animaux.

Nous avons très bien observé chez un jeune *Chiromys* une amygdale pharyngienne. Mais, à l'inverse de Zuckerkandl, nous n'avons rien vu d'analogue chez l'adulte. Cet organe étant surtout développé chez les jeunes, il est probable que les individus de Zuckerkandl étaient relativement jeunes ; les nôtres étaient tout à fait adultes. Quoi qu'il en soit, l'amygdale pharyngienne se présente chez le jeune comme un ensemble irrégulier de nodules lymphoïdes de taille variable situé à la voûte du pharynx entre les orifices des trompes d'Eustache. Aucune dépression, aucune cavité ne rappelle la fosse de Luschka qui précède chez l'Homme, comme on le sait, le développement de cet organe. Du reste, la structure de cette amygdale pharyngienne est fort différente de celle de l'amygdale palatine. C'est simplement une réunion d'amas lymphoïdes dépourvus de capsule ; le tissu adénoïde passe insensiblement au tissu conjonctif par raréfaction progressive des lymphocytes. En un mot, les *follicules clos*, unités anatomiques, qui par leur réunion constituent l'amygdale palatine, n'existent pas ici.

Nous n'avons pas trouvé d'amygdale linguale, pas plus que d'amygdale tubaire ; il n'y a pas non plus d'accumulation lymphoïde sur la face dorsale du voile, et nous verrons que le larynx est parfaitement dépourvu de tout tissu lymphoïde.

LARYNX

Le larynx de *Chiromys* n'a guère été étudié que par Zuckerkandl (1900). Il signale les particularités suivantes : le cartilage cricoïde est soudé aux deux premiers anneaux de la trachée. Un cartilage supracricoïdien (cartilago intermedia) est présent. L'épiglotte est reliée à l'aryténoïde par un pli aryténo-épiglottique latéral et par un pli aryténo-épiglottique inférieur. Entre la corde vocale saillante et ce repli se trouve une cavité peu

profonde qui se creuse dans sa région antérieure et constitue un sac vocal impair situé au niveau de l'angle rentrant du cartilage thyroïde. Ce sac, déjà vu et décrit par Owen (1863), s'étend en avant jusqu'au corps de l'os hyoïde. Le muscle thyro-aryténoïdien, bien disséqué et bien décrit par Zuckerkandl, comprend un faisceau inférieur qui se détache de la face latérale de l'apophyse vocale, mais non de sa pointe, et s'insère à l'angle rentrant du thyroïde, juste au-dessus de son bord caudal; il s'étend dans la corde vocale. Le faisceau supérieur recouvre la moitié ventrale du précédent. Il s'insère, d'une part, exactement au-dessus du processus musculaire dans une fossette de la paroi latérale de l'aryténoïde [fossette hémisphérique], et, d'autre part, partie au-dessus, partie latéralement par rapport au faisceau supérieur. Zuckerkandl ne parle donc pas de bande musculaire ; de plus, le ventricule de Morgagni est pour lui réduit à cette cavité peu profonde comprise entre la corde vocale et le pli ary-épiglottique inférieur qui se dilate en avant pour former le sac impair sous-hyoïdien.

Au total, la structure anatomique du larynx de *Chiromys* semblerait très sensiblement différente de celle des autres Lémuriens, *Lemur varius* par exemple.

Il n'en est rien et nous allons le montrer en complétant la description de Zuckerkandl.

L'épiglotte (fig. XXIII) a un bord libre à peu près entier, à peine échancré sur la ligne médiane, son bord inférieur est presque demi-circulaire. Elle est reliée à la face latérale de l'aryténoïde par un pli latéral mince, transparent et peu développé.

Fig. XXIII. — *Chiromys madagascariensis.* — Larynx côté gauche. Phot. grand. nat.

La conformation interne du larynx semble au premier abord assez singulière et très différente de celle des autres Lémuriens (Pl. VII, fig. 7). L'aryténoïde forme en arrière une énorme proéminence lenticulaire, saillante en haut et en bas. Il est relié à la base de l'épiglotte par un repli, le pli aryténo-épiglottique inférieur de Zuckerkandl. Nous pensons qu'il s'agit plutôt du pli

ary-épiglottique latéral, que nous avons rencontré jusqu'ici chez tous les Lémuriens étudiés (Pl. VII, fig. 7, *r.b.*) et qui se transforme chez les *Lemur* en pli ary-thyroïdien : seulement, chez *Chiromys*, qui à ce point de vue s'éloigne un peu des Lemurs, ce pli a conservé son insertion épiglottique ; il se présente donc sous une forme plus primitive qui rappelle un peu *Nycticebus* et *Lemur macaco* et qui au total est intermédiaire entre ces deux types.

Au-dessous, une forte saillie demi-cylindrique, surtout marquée en arrière, relie le thyroïde à l'aryténoïde. C'est ce que Zuckerkandl appelle la *corde vocale*. En réalité, c'est un organe complexe. Il présente en effet un sillon longitudinal (fig. 7), d'ailleurs peu marqué, qui permet de distinguer en haut une bande musculaire, en bas une corde vocale proprement dite. Il n'y a donc pas de bande ventriculaire différenciée.

Il est à remarquer que le vestibule est réduit ici à peu de chose : un simple sillon peu profond entre le repli ary-épiglottique et l'épiglotte ; le développement du muscle ary-épiglottique a eu l'effet inverse du développement des glandes dans les types que nous avons précédemment étudiés. Il a comblé l'espace vestibulaire. C'est cet espace ainsi réduit qui se dilate en avant pour former une sorte de sac laryngien qui vient s'insinuer entre l'épiglotte et l'hyoïde. Ce sac sous-hyoïdien n'est donc pas une dépendance du ventricule de Morgagni ; c'est un simple diverticule du vestibule.

Au contraire, le faible sillon qui sépare la bande musculaire de la corde vocale proprement dite représente à lui seul le ventricule de Morgagni.

Ainsi *Chiromys* serait caractérisé : 1° par la réduction assez considérable de l'épiglotte et par la persistance du repli ary-épiglottique latéral avec ses connexions primitives ; 2° par la coalescence presque complète de la bande musculaire et de la corde vocale, la disparition de la bande ventriculaire (absorbée par la bande musculaire) et la disparition corrélative du ventricule de Morgagni réduit à un très faible sillon.

Reste à justifier notre interprétation.

Examinons donc une coupe frontale passant par la partie

moyenne du larynx (Pl. VII, fig. 7). De haut en bas se présentent successivement : l'épiglotte, puis un muscle relativement assez volumineux, l'aryténo épiglottique, dont quelques faisceaux pénètrent même dans la base de l'épiglotte. Du côté de la muqueuse, ce muscle se dissocie, et ses derniers faisceaux séparés les uns des autres courent isolés dans le derme. En face de ce muscle, le derme est assez épais ; il est recouvert par un épithélium plissé ; le tout constitue le repli aryténo-épiglottique latéral que nous voyons ici envahi par des muscles.

Au-dessous, nous trouvons un énorme faisceau musculaire en forme de coin, séparé nettement du précédent par du tissu conjonctif, et dont la base fait fortement saillie sous la muqueuse ; c'est le thyro-aryténoïdien *supérieur* et la forte saillie qu'il détermine est donc bien la bande musculaire. Il n'y a donc pas de bande ventriculaire, car celle-ci devrait se trouver entre la bande musculaire et le pli ary-épiglottique. Elle a été entièrement absorbée par la bande musculaire. Au-dessous enfin nous voyons un dernier faisceau musculaire plus petit que le précédent : le thyro-aryténoïdien inférieur ou muscle vocal. La faible saillie qu'il détermine n'est autre que la corde vocale.

Entre le pli ary-épiglottique et la bande musculaire la muqueuse présente une légère dépression ; il en est de même entre la bande musculaire et la corde vocale. Le sillon inférieur qui en résulte représente donc bien, de par ses connexions, le ventricule de Morgagni. Comme on le voit, notre interprétation, un peu différente de celle de Zuckerkandl, était parfaitement justifiée.

Au total, le larynx de *Chiromys* est essentiellement conformé comme celui de *Lemur*. Mais la concentration des divers replis, corde vocale, bande musculaire, et la disparition de la bande ventriculaire ont déterminé une réduction considérable du ventricule de Morgagni. Cette concentration s'est faite sous l'influence du développement considérable des muscles thyro-aryténoïdiens et aryténo-épiglottique.

Nous avons vu, dans les types précédemment étudiés, une tendance à la concentration des divers replis du larynx. Cette tendance se manifeste au plus haut point chez *Chiromys* qui semble ainsi occuper le sommet de la série des Lémuriens. Mais,

fait singulier et qui cadre bien avec les caractères généraux de ce type qui semble occuper une place à part dans son groupe, ce n'est plus le repli ary-épiglottique, la bande musculaire et la bande ventriculaire qui tendent à se confondre, la corde vocale conservant son individualité; ce sont les trois derniers de ces replis qui se soudent, tandis que le premier conserve son indépendance et même une disposition assez primitive.

Il est bon de remarquer en terminant que cette interprétation ne se serait jamais présentée à nous sans l'étude préalable que nous avons faite des autres types de Lémuriens.

Épithélium. Pavimenteux sur la face buccale de l'épiglotte, il devient cylindrique et cilié sur la face laryngienne ; le contact des deux tissus se fait au bord libre; cet épithélium cylindrique est remarquable par ses nombreuses assises. Il renferme quelques glandes muqueuses unicellulaires. Le reste du larynx est entièrement recouvert d'un épithélium toujours stratifié, cubique ou cylindrique, parfois cilié, selon les points. Une plage d'épithélium pavimenteux se remarque au niveau du pli ary-épiglottique.

Ajoutons que les glandes ne paraissent, du moins chez le jeune, réellement abondantes qu'à la base de l'épiglotte et que la structure de cette épiglotte, pour autant que nous en puissions juger sur du matériel imparfaitement fixé, semble analogue à celle de *Lemur varius*. Le larynx de *Chiromys* ne semble pas renfermer de tissu lymphoïde.

TROISIÈME PARTIE

RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSIONS

PHARYNX

L'évolution du pharynx des Lémuriens se présente sous une forme assez simple. Le type le plus primitif est évidemment celui de *Tarsius*.

Chez cet animal (fig. I), les piliers sont peu développés ; ils se présentent simplement comme des replis purement muqueux ; la partie postérieure du voile est mince et purement membraneuse, son bord qui limite l'isthme naso-pharygien représente les piliers postérieurs. Cet isthme lui-même est fort rétréci, de telle sorte que ses dimensions sont du même ordre de grandeur que celles de l'orifice du larynx.

Chez tous les autres Lémuriens nous retrouvons ce dernier caractère, qui est donc tout à fait général. La principale modification consiste dans la réduction, déjà bien indiquée chez *Galago*, et plus accentuée encore dans tous les autres types, de la partie postérieure membraneuse du voile, de telle sorte qu'il se réduit pour ainsi dire aux piliers postérieurs, représentés primitivement par le bord même de ce voile.

Les piliers antérieurs, à peine ou pas indiqués chez *Tarsius*, persistent chez tous les autres Lémuriens sous la forme de minces replis *purement muqueux* qui représentent en quelque sorte les piliers primitifs. Mais le développement des muscles sous-jacents détermine sous la muqueuse une forte saillie, plus ou moins accentuée selon les types. C'est le pilier définitif, qui se superpose au précédent sans le faire disparaître.

Les piliers postérieurs sont, avons-nous dit, représentés par l'extrême bord libre du voile, qui prend plus ou moins la forme d'un bourrelet demi-circulaire ; c'est là en quelque sorte le pilier primitif ; il persiste sous cette forme chez tous les Lémuriens. Les muscles sont développés dans l'épaisseur du voile mais. sauf chez *Chiromys*, ne pénètrent jamais dans le pilier.

Ils ne déterminent non plus, en général, aucune saillie bien nette, de telle sorte qu'on ne peut parler de pilier postérieur définitif (excepté chez *Chiromys*).

Enfin, le bord du voile forme fréquemment sur la ligne médiane une saillie plus ou moins volumineuse, très accentuée chez *Lemur varius*, *Galago*, qui est une véritable luette ; mais cet organe n'est jamais musculaire. Il est toujours purement glandulaire et muqueux.

Gegenbaur, qui a déjà décrit quelques-unes des dispositions que nous envisageons, signale une relation entre l'évolution des replis du pharynx et le développement des muscles sous-jacents. Cette idée n'est pas sans doute absolument exacte, puisque nous voyons que la luette, si développée chez *Lemur varius* notamment, n'est jamais musculaire; d'autre part, les piliers postérieurs conservent toujours leur apparence de bourrelet purement muqueux sans que les muscles sous-jacents fassent saillir sensiblement la muqueuse, ni que le pilier musculaire s'individualise nettement.

Les amygdales sont surtout représentées par la tonsille palatine; nous avons trouvé une amygdale pharyngienne chez *Chiromys* et des nodules épars sur l'épiglotte de *Lemur varius* et sur la face supérieure de son voile du palais.

La forme primitive est celle de *Lemur varius* et de la plupart des autres Lémuriens, qui possèdent une fosse supratonsillaire bien développée (tonsille sacciforme). *Tarsius* et *Chiromys*, au contraire, ont des amygdales compactes d'où la fosse a complètement disparu (voir p. 295). Seule, l'amygdale palatine possède la structure typique. Les autres ne sont que des accumulations de lymphocytes dans le tissu conjonctif.

Enfin, le pharynx est recouvert d'un épithélium stratifié, pavimenteux, peut-être corné (voir p. 260). Au niveau des amygdales cet épithélium est fréquemment envahi par les lymphocytes qui le détruisent en certains points.

LARYNX

Essayons maintenant de jeter un coup d'œil d'ensemble sur le larynx et, faisant abstraction des détails, de définir les grands

traits de l'évolution de cet organe chez les Lémuriens.

Le type le plus primitif nous est évidemment offert par les Tarsiers (fig. XXIV). Rien de plus naturel, si on veut bien admettre avec la plupart des auteurs que ces animaux ont une organisation plus généralisée que les Lémuriens proprement dits. Chez eux, il existe une corde vocale (*c.v.*) bien individualisée. L'espace compris entre cette corde vocale et la paroi du larynx représente le premier rudiment du ventricule de Morgagni (*M.*) L'épiglotte pénètre profondément dans le larynx. Elle présente un bord inférieur saillant, libre, par suite de la pénétration du ventricule vers le haut entre le thyroïde et l'épiglotte.

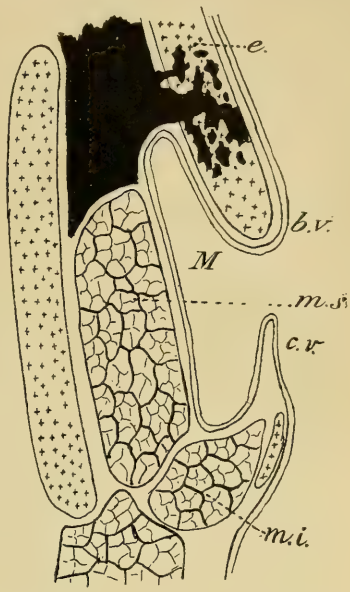


Fig. XXIV. — Schéma d'une coupe frontale du larynx : type *Tarsius, Galago, Nycticebus, Perodicticus.* La bande ventriculaire *b.v.* formée par la partie inférieure de l'épiglotte libre est saillante dans la cavité du larynx. Le ventricule *M* remonte plus ou moins entre la bande ventriculaire et le thyroïde ; *e*, épiglotte ; *b.v.*, bande ventriculaire ; *M.*, ventricule de Morgagni ; *c.v.*, corde vocale ; *m.s.*, muscle thyro-aryténoïdien supérieur; *m.i.*, muscle thyro-aryténoïdien inférieur ; en noir : tissu glandulaire.

Le bord inférieur de cet organe s'individualise donc nettement, et c'est là la première ébauche de la bande ventriculaire. (*b.v.*).

Il semble facile de définir la cause de ce processus. Entre l'épiglotte et le thyroïde se développent en effet de nombreuses glandes séro-muqueuses ; il y a évidemment là un point de moindre résistance, dans la région duquel la muqueuse tend très naturellement à se déprimer sous la pression de l'air (fig. XXIV, parties teintes en noir).

Dans cette même région, les glandes qui tendent à tout envahir pénètrent alors le cartilage épiglottique. Il en résulte que tout le bord inférieur de ce dernier est partiellement séparé de la lame épiglottique à laquelle il n'est plus relié que par un tractus irrégulier plus ou moins discontinu et fragmenté (voy. fig. III).

En arrière il conserve ses connexions primitives avec le cartilage aryténoïde auquel il est intimement soudé. Pourtant, deux nodules commencent à s'individualiser : le cartilage corniculé et le cartilage de Wrisberg, l'un et l'autre contenus dans un pli muqueux, le pli aryténo-épiglottique latéral. Par définition, ce repli sera celui qui contient le cartilage de Wrisberg.

Ajoutons enfin que deux muscles thyro-aryténoïdiens relient le thyroïde et l'aryténoïde. L'un, le supérieur (fig. XXIV, *m.s.*), est surtout développé dans la paroi externe du ventricule de Morgagni. Il s'insère d'une part au thyroïde, de l'autre dans la fossette hémisphérique. L'inférieur (*m.i.*) se fixe au contraire sur le thyroïde et sur l'apophyse vocale : cette apophyse pénétrant dans la corde vocale, il en résulte que le muscle thyro-aryténoïdien supérieur y est également contenu ; mais il la quitte peu à peu de telle sorte qu'à son extrémité antérieure la corde vocale est presque entièrement membraneuse.

Les dispositions restent très sensiblement les mêmes chez les Nycticébidés (*Nycticebus*, *Perodicticus*) et chez les Galagidés (*Galago*), sauf en un point, d'ailleurs de première importance. Chez ceux-ci, le repli aryténo-épiglottique latéral, défini comme on sait par la présence du cartilage de Wrisberg, a quitté le bord postérieur de l'épiglotte pour se porter sur la face interne. L'insertion épiglottique de ce repli a une tendance manifeste à se porter de plus en plus en avant vers la ligne médiane et cette disposition est particulièrement accentuée chez *Nycticebus* (voy. fig. XII).

Nous ne voyons pas quelle peut bien être la cause de ce déplacement du repli ary-épiglottique latéral ; en tout cas la réalité du phénomène n'est pas douteuse. Il existe bien, chez les animaux précédents, un repli qui relie le bord postérieur de l'épiglotte à la face *latérale* externe de l'aryténoïde : mais c'est le *pli latéral*, véritable repli extra-laryngien, qui ne peut être confondu avec le pli aryténo-épiglottique latéral.

Les autres dispositions sont essentiellement les mêmes que chez *Tarsius*. L'épiglotte, encore saillante dans le larynx, constitue toujours la bande ventriculaire. A un certain point de vue même, *Nycticebus* et *Perodicticus*, voire même *Galago*, sont plus primitifs que *Tarsius*, car la continuité entre le car-

tilage épiglottique, la portion de ce cartilage qui est comprise dans la bande ventriculaire et l'aryténoïde est plus parfaite, par suite d'un moindre envahissement des formations glandulaires.

Quant au ventricule de Morgagni, il est peu développé vers le haut chez *Nycticebus* et *Perodicticus*, par suite du développement relativement faible des glandes; par contre, il existe, comme on sait, un véritable sac ventriculaire de chaque côté chez *Galago*. Il s'insinue, entre le thyroïde et l'épiglotte, c'est-à-dire au point même où étaient développées les glandes.

C'est donc toujours en ces points prédestinés par leur moindre résistance, que se forment les diverticules des cavités du larynx.

Quant aux muscles thyro-aryténoïdiens, ils sont disposés à peu près comme chez le Tarsier.

Avec les Lémuridés (fig. XXV, XXVI, XXVII), nous arrivons à un type beaucoup plus évolué ; certainement, il nous manque des stades intermédiaires ; cependant il n'est pas trop difficile de raccorder le type *Lemur* aux types précédemment étudiés.

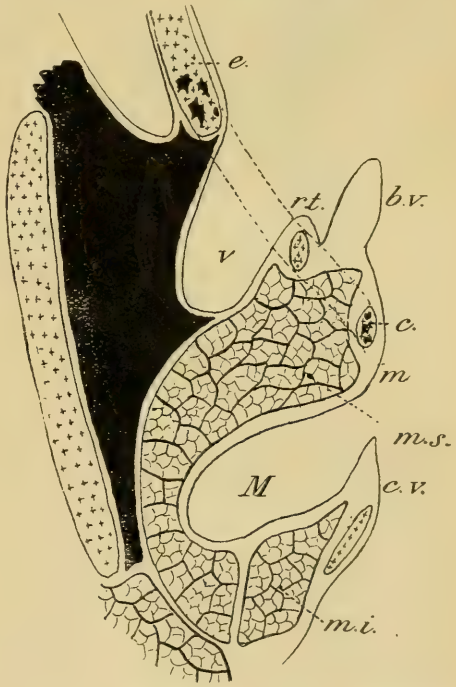


Fig. XXV. — Schéma d'une coupe frontale du larynx : type *Hapalemur*. En pointillé, partie de l'épiglotte détruite ; le vestibule est formé ; *v.*, vestibule du larynx; *r.t.*, repli ary-thyroïdien; au-dessous le cartilage de Wrisberg ; *c*, cartilage du pli musculaire ; *m.*, pli musculaire ; les autres lettres comme dans la figure précédente.

Deux faits dominent l'évolution du larynx et suffisent à expliquer les particularités du *Lemur* : la régression de l'épiglotte, le développement du muscle thyro-aryténoïdien supérieur.

L'épiglotte des Lémuridés est, contrairement à l'opinion d'Albrecht, fortement réduite à sa base. Les formations glan-

dulaires l'ont largement envahie, de telle sorte qu'elle ne contracte plus aucune relation avec le thyroïde comme chez *Tarsius* et *Galago*, et qu'elle n'est plus en rapport avec ce cartilage que

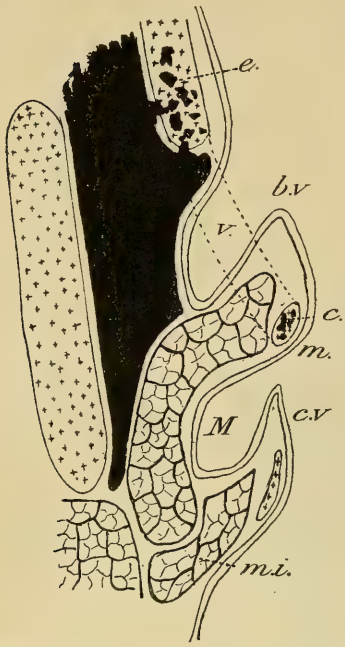


Fig. XXVI. — Schéma d'une coupe frontale du larynx : type *Microcebus*. Diffère du précédent par l'absence de repli arythyroïdien ; mêmes lettres.

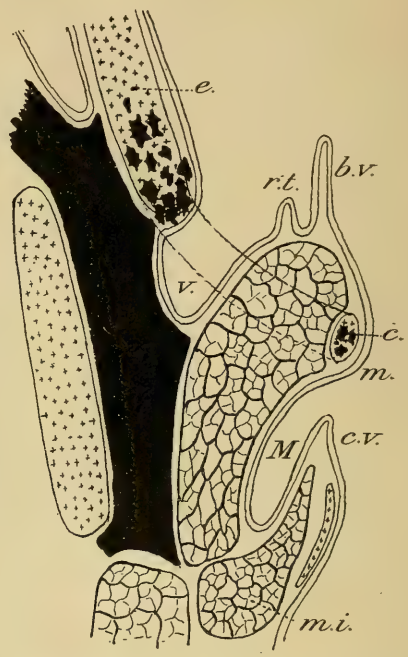


Fig. XXVII. — Schéma d'une coupe frontale du larynx : type *Lemur varius*, mêmes lettres que fig. XXV.

par une épaisse couche de glandes. D'autre part, de la base, *complètement détruite*, il ne subsiste plus qu'un mince tractus de cartilage logé, comme nous allons le voir, dans la bande musculaire et qui représente le dernier vestige du bord inférieur de la bande ventriculaire des Lémuriens précédents.

Cette destruction complète de la base de l'épiglotte a une première conséquence. Dans l'espace compris entre le cartilage épiglottique et le cartilage de la bande musculaire, la paroi est entièrement formée de tissu glandulaire, de ce tissu même qui a décapité la base de l'épiglotte. En ce point de moindre résistance, il se produit une dépression assez profonde; c'est ainsi que se constitue un volumineux vestibule laryngien (*v.*) qui n'existait pas chez les précédents Lémuriens.

Il est évident que cette nouvelle cavité ne dérive nullement du ventricule de Morgagni et ne peut être considérée comme un sinus supérieur de ce dernier.

Mais, de plus, la formation de ce vestibule a pour effet de mettre en saillie, non plus en dessous comme précédemment, mais en dessus, la bande ventriculaire, qui est ainsi très nettement individualisée (fig. XXVI, *b.v.*).

La corde vocale, les muscles thyro-aryténoïdiens, n'offrent pas de modifications importantes, tout au moins quant à leurs insertions. Mais le thyro-aryténoïdien supérieur se développe énormément vers le haut et du côté interne. Il gagne la région de la bande ventriculaire, entoure le cartilage de la bande musculaire, et détermine à la partie supérieure du ventricule de Morgagni une énorme saillie. C'est ce qu'Albrecht appelle la bande musculaire (*m.*).

La portion membraneuse ou plutôt ligamentaire de la bande ventriculaire primitive se trouve de plus en plus réduite à un repli qui s'amincit progressivement. Ce processus, déjà visible chez *Microcebus* (fig. XXVI), s'accentue chez *Hapalemur* (fig. XXV) et atteint son maximum de développement chez *Lemur* (fig. XXVII).

Remarquons en passant que la bande musculaire n'est nullement une formation primitive, mais au contraire surajoutée, et n'est en somme, chez les Lémuriens, qu'une *différenciation de la bande ventriculaire* (voy. surtout fig. XXVI). D'autres animaux ont également une bande musculaire ; mais il n'est pas sûr que cet organe soit partout homologue à lui-même. Sans discuter cette question complètement, contentons-nous de faire remarquer que, chez l'homme, on observe parfois dans la paroi du ventricule, une saillie musculaire qu'on a rapprochée de la bande musculaire. Il ne peut y avoir homologie, d'abord parce que cette pseudo-bande musculaire n'a aucune relation avec la bande ventriculaire de l'Homme, puis parce qu'elle est formée par le thyro-aryténoïdien *inférieur* et non par le supérieur, qui est petit et inconstant chez l'Homme.

Le repli aryténo-épiglottique des Lémuriens précédents existe chez les Lémuridés, mais sous une forme bien modifiée. Chez *Lemur macaco* il se dirige en avant et obliquement en

dehors vers l'épiglotte qu'il ne peut d'ailleurs atteindre en raison de la destruction de la base de cet organe. Chez les autres Lemurs se continue le mouvement en avant de l'insertion antérieure de ce repli que nous avions déjà signalé chez les Nycticébidés. Cette insertion arrive enfin jusqu'au thyroïde et le repli est devenu *aryténo-thyroïdien*. On doit alors lui donner ce nom. Chez *Lemur varius* (fig. XXVII) on trouve en effet une mince bande ary-thyroïdienne doublant à l'extérieur la bande ventriculaire. L'homologie de ce repli avec le repli aryténo-épiglottique de *Nycticebus* n'est pas douteuse. Tout d'abord elle résulte de la comparaison de *Nycticebus* avec *Lemur macaco* et *Lemur varius*; de plus, chez *Hapalemur* (fig. XXV), ce repli (*r.t.*) contient dans sa partie postérieure un nodule cartilagineux soudé en arrière à l'aryténoïde et qui représente évidemment l'ensemble du cartilage de Wrisberg et du cartilage de Santorini.

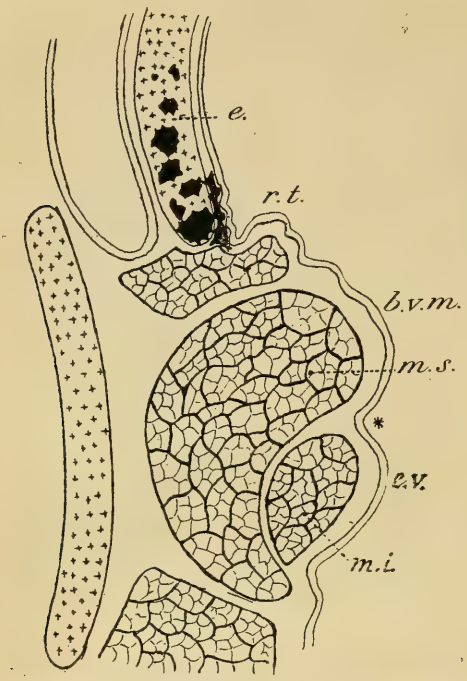


Fig. XXVIII. — Schéma d'une coupe frontale du larynx de *Chiromys*; tous les replis sont fusionnés; remarquer que les muscles ont tout envahi; *b.v.m*, pli musculaire soudé à la bande ventriculaire; en ★, sillon représentant le ventricule de Morgagni; les autres lettres comme fig. XXIV.

Le développement de plus en plus considérable du muscle thyro-aryténoïdien, surtout du faisceau supérieur, provoque la fusion des divers replis, bande ventriculaire, bande musculaire et corde vocale. De son côté, le repli aryténo-thyroïdien, déjà réduit, tend à s'atrophier et à se souder avec la bande ventriculaire. Chez *Microcebus minor* il n'existe déjà plus; chez *Hapalemur*, il s'est partiellement soudé à la bande ventriculaire.

Cette dernière à son tour est soudée à la corde vocale dans la partie postérieure. Il y a donc tendance fort nette à la contraction des divers replis.

Comme type un peu spécial, nous citerons enfin le *Lemur catta*, qui n'a plus de cartilage dans sa bande musculaire et où cette dernière a pris une forme tranchante, de telle sorte qu'on la prendrait à première vue pour une bande ventriculaire très normale et primitive. Mais il n'en est rien ; c'est au contraire l'ultime résultat d'une évolution très complexe (fig. XIX).

Comme on le voit, il est assez facile de rattacher le larynx des Lémuridés, même les plus évolués, à celui des types primitifs, *Tarsius*, *Nycticébus*, etc.

Le larynx des Indrisidés ne diffère guère de celui des Lémurs que par la particularité suivante : la base de l'épiglotte est encore plus complètement résorbée : en conséquence, le vestibule du larynx est sensiblement plus développé.

Enfin, *Chiromys* réalise le type le plus complètement évolué. Ici, le muscle thyro-aryténoïdien supérieur est extrêmement développé ; l'inférieur est également assez volumineux, tandis que l'aryténo-épiglottique, qui, chez tous les précédents, ne jouait qu'un rôle assez effacé, prend une certaine importance.

La conséquence de cette hypertrophie musculaire est, comme on peut s'y attendre, un refoulement du tissu glandulaire, et la fusion presque complète des divers replis. Tout se passe comme si les sillons et les cavités qui dépriment la muqueuse s'effaçaient par suite de sa distension sous la poussée des muscles en développement. Et en effet, le repli thyro-aryténoïdien n'est séparé de la bande ventriculaire que par un faible sillon ; cette dernière n'est plus distincte de la bande musculaire ; un simple sillon enfin représente le ventricule de Morgagni.

Pourtant, le vestibule est encore assez développé, surtout en avant, par suite de la régression considérable de la base de l'épiglotte, et se prolonge de chaque côté en un sac sous-hyoïdien (voir p. 300).

Nous venons de voir que les muscles ary-thyroïdiens dirigent en quelque sorte une partie de l'évolution du larynx. Il existe *toujours* deux de ces muscles, l'un supérieur, l'autre inférieur, le premier généralement plus volumineux. Toujours dis-

tincts du côté aryténoïdien, précisément en raison de leurs insertions différentes (le supérieur à la fossette hémisphérique, l'inférieur à l'apophyse vocale), ils se soudent plus ou moins du côté antérieur, sur une étendue assez variable. Ces variations n'ont qu'une importance très relative, et il n'en résulte, au point de vue de la morphologie du larynx, aucune conséquence.

Enfin, la structure du cartilage épiglottique et des cartilages dérivés (Wrisberg, corniculé, etc.) nous a arrêtés assez longtemps. Il n'y a absolument aucun doute que, sous sa forme primitive (*Tarsius*, Nycticébidés, Galagidés), ce cartilage soit du type élastique absolument normal, ce qui confirme à peu près les vues primitives de Gegenbaur, Göppert, etc., tout au moins quant au point de vue phylogénique. Ce n'est que dans les types plus évolués, *Lemur*, *Chiromys*, etc., qu'il se présente sous la forme spéciale d'un tissu de cellules adipeuses et de cellules cartilagineuses, noyées dans un réseau conjonctif et élastique très développé. Nous ne voyons aucune raison d'admettre avec Schaffer que nous avons là affaire à un tissu pseudo-cartilagineux, et en ce qui concerne ce point nous ne pouvons que renvoyer à ce que nous avons dit plus haut (p. 240, et 275 à 283).

Enfin, il nous reste à dire quelques mots d'une question qui n'est pas encore complètement résolue. C'est celle de l'appareil aérien annexé au larynx. On sait que Milne-Edwards a découvert et décrit un sac *laryngo-trachéal* dorsal, chez Indris; nous avons trouvé et étudié un semblable organe chez *Lemur varius*, d'ailleurs signalé depuis longtemps mais jamais décrit.

Ce travail était terminé et rédigé depuis un certain temps, quand MM. Anthony et Bortnowsky (1913) nous signalèrent la découverte qu'ils venaient de faire de vastes cavités latérales contenues dans un rudiment de patagium, chez *Microcebus minor minor* E. Geoff. Ces cavités semblent communiquer avec un petit tube rétrotrachéal qui, lui-même, d'après les renseignements verbaux que M. Anthony nous a donnés, s'ouvre dans la trachée. On pourrait peut-être comparer ce tube au sac laryngo-trachéal de l'*Indris* et de *Lemur varius*. Nous avons alors examiné quelques individus de *Microcebus minor griseorufus* M. Koll. et nous y avons trouvé un sac laryngo-trachéal parfaitement identique à celui de *Lemur varius*.

Il ne nous paraît pas parfaitement évident que le tube rétro-trachéal de *M. m. minor* soit tout à fait homologue au sac laryngo-trachéal de *Indris*, *Lemur varius*, *M. m. griseorufus*. Il nous semble que la position des orifices n'est pas exactement la même. Mais s'il en était ainsi, il faudrait considérer le sac de l'Indris et les cavités du patagium comme des formations de même ordre susceptibles d'un développement et d'une variation très étendus. Seule une étude d'un matériel de Lémuriens assez difficile à se procurer pourrait permettre de résoudre ce petit problème anatomique.

Telle est, rapidement esquissée, l'évolution du larynx des Lémuriens ; comme on le voit, ce groupe est intéressant parce qu'on y rencontre des formes primitives et des formes très évoluées et parce qu'on peut, dans un certain nombre de cas, rattacher à leur cause certaines des modifications morphologiques éprouvées par l'organe de la voix.

Juin 1913.

BIBLIOGRAPHIE

1896 Albrecht (H.). — Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Saugethier-Kehlkopfes. *Sitzungb. d. k. k. Akad. Wien*, Bd. CV, Abth. III, p. 227.

1913 Anthony (R.) et Bortnowsky (I.) — Un appareil aérien de type particulier chez un Lémurien, *Microcebus minor minor* E. Geoff. *C. R. Acad. Sc.*, t. CLVI, p. 161.

1908 Arcangeli (A.). — Einige histologische Beobachtungen über das Deckepithel des Œsophagus beim Meerschweinchen. *Monatshefte f. prakt. Dermatologie*, Bd. XLVII, p. 297.

1905 Bartels (P.). — Ueber die Nebenraüme der Kehlkopfhöhle. *Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol.*, Bd. VIII, p. 11.

1904 Citelli (S.). — Sull'esistenza di una cartilagine sopracricoidea nell' uomo e sulla sua importanza morfologica. *Anat. Anz.*, Bd. XXIV, p. 289.

1906 Id. — Sulla presenza di cartilagini sesamoidi nella corda vocale superiore dell'uomo e sul loro significato morfologico. *Id.* Bd. XXVIII, p. 304.

1912 Duckworth (W.-L.-H.). — On some points on the anatomy of the plica vocalis. *Journ. of Anat.*, vol. XLVII, p. 1.

1881 Ehlers. — Beiträge zur Kenntniss des Gorilla und Chimpanse. *Abh. d. K. Ges. d. Wissen. zu Göttingen*, Bd. XXVII.

1908 Elias (H.). — Zur Anatomie des Kehlkopfes der Mikrochiropteren. *Morphol. Jahrb.*, Bd. XXXVII, p. 70.

1895 Fick. — Vergl. Anat. Studien an einem erwachsenem Orang-Utan. *Arch. f. Anat. u. Phys. Anat.*, *Abt.*, 1895.

1907 Franzmann (A.-F.). — Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Kehlkopfes des Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung der Haussäugetiere. *Bonn.* 1907.

1875 Fürbringer (M.). — Beitrag zur Kenntniss der Kehlkopfermuskulatur *Inaug. Diss.* Iena, 1875.

1892 Gegenbaur (H.). — Die Epiglottis. *Leipzig. Festschrift f.* von Kölliker.

1894 Göppert (E.). — Ueber die Herkunft des Wrisbergschen-Knorpels. *Morphol. Jahrb.*, Bd. XXI, p. 68.

1901 Id. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung, mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen. *R. Semon, Zool. Forschungsreisen*, Bd. III. *Jenaische Denkschrift.*, Bd. III, p. 585.

1900 Gosser (O.). — Zur Anatomie der Nasenhöhle und des Rachens der einheimischen Chiropteren. *Morphol. Jahrb.*, Bd. XXIX, p. 1.

1875 Grandidier (A.) et Milne-Edwards (A.). — Histoire naturelle de Madagascar. Mammifères.

1889 Howes (G.-B.). — Additional observations upon the intranarial epiglottis. *Journ. of Anat.*, vol. XXIII, p. 587.

1888 Killian (G.). — Ueber die Bursa und Tonsilla pharyngea. *Morphol. Jahrb.*, Bd. XIV, p. 618.

1874-1900 Leche. — Bronn's Thierreich. Mammalia.

1852 Mayer (C.). — Ueber den Bau des Organs der Stimme bei dem Menschen, den Saügethieren, und einigen grösseren Vögeln. *Nova Acta Ac. Caes. Leop. Carol. Nat.*, vol. XXIII, p. 659.

1902 Meyer (Ed.). — Ueber die Luftsäcke der Affen und die Kehlkopfdivertikel beim Menschen. *Arch. f. Laryngol., u. Rhinol.*, Bd. XII, p. 1.
1912 Nemai (J.). — Vergleichend-anatomischen Studien am Kehlkopf der Saügetiere. *Arch. f. Laryngol.*, Bd. XXVI, p. 451.
1905 Oppel (A.). — Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. I, Athmungsapparat.
1899-1904 Id. — Athmungsapparat *in Ergebnis. Merkel*, Bd. VII-XIII.
1863 Owen (R.). — On the Aye-Aye. *Transact. Zool. Soc.*, vol. V, p. 33.
1865 Peters (W.). — Ueber die Säugethier-Gattung *Chiromys. Abhand. Königl. Akad. Wiss.* Berlin, p. 79.
1909 Pacaut (M.). Les systèmes de noyaux géminés dans les épithéliums cornés des Mammifères. *Thèse de médecine*, Paris.
1906 Papin (L.). — Sur le revêtement corné de l'épithélium pharyngo-œsophagien chez le cobaye. *C. R. Soc. Biol.* LXI, p. 157-159.
1909 Papin (L.). Note sur la structure de l'amygdale pharyngienne des Crocodiliens. *C. R. Acad. de Paris*, CXLVIII, p. 62.
1888 Retterer (Ed.). — Origine et évolution des amygdales chez les Mammifères. *Journ. Anat. et Physiol.*. vol. XXIV, p. 1 et 274.
1893 Id. — Des glandes closes dérivées de l'appareil digestif. *Id.*, vol. XXIX, p. 137.
1892 Id. — Du tissu angiothélial des amygdales et des plaques de Peyer. *Mém. Soc. Biol.*, sér. IX, t. IV, p. 1.
1881 Robin (H.-A.). — Recherches anatomiques sur les Mammifères de l'ordre des Cheiroptères. *Ann. sc. nat., Zool.*, sér. 6, t. XII.
1897 Schaffer (J.). — Zur Histologie, Histogenese, und physiologenetischen Bedeutung der Epiglottis. *Anat. Hefte.* Abt. I, p. 455.
1900 Seccombe Hett et Butterfield. — The anatomy of the palatine tonsils. *Journ. of. Anat.*, vol. XLIV (sér. III, vol. V), p. 35-55, 1909.
1907-1911 Unna et Golodetz. — Neue Studien über Hornsubstanzen. Zur Chemie der Haut. *Monatsh. f. prakt. Derm.*, Bd. XLIV-LI.
1886 Waldeyer (W.). — Beiträge zur normalen und vergleichenden Anatomie des Pharynx mit besonderer Beziehung auf den Schlingweg. *Sitz. Ber. Akad. Berlin*, p. 233-250.
1904 Weber (Max). — Die Saügetiere.
1900 Zuckerkandl. — Zur Anatomie von *Chiromys Madagascarensis. Denkschr. Akad. Wien.*, Bd LXVIII, p. 89-200.

EXPLICATION DES PLANCHES

Toutes les figures des planches ont été obtenues par microphotographie directe sans aucune retouche.

PLANCHE VI

Fig. 1. — *Lemur varius.* — Coupe sagittale du bord libre du voile du palais ; en *l*, la luette, purement glandulaire ; en *b*, le bord libre membraneux ; en * la gouttière où s'insère le bord de l'épiglotte. La face buccale est à gauche, la nasale à droite : en ** se fait le passage de l'épithélium pavimenteux à l'épithélium cylindrique.

Fig. 2. — *Lemur varius.* — Coupe d'une partie de l'amygdale palatine. La coupe montre deux follicules, la capsule conjonctive, l'épithélium pavimenteux stratifié, envahi en * par les leucocytes; au même point une cavité produite par la dégénérescence des cellules épithéliales.

Fig. 3. — *Lemur varius.* — Amygdale accessoire. Remarquer la destruction partielle de l'épithélium par l'envahissement des leucocytes.

Fig. 4. — *Lemur varius.* — Coupe longitudinale de l'épiglotte passant par un amas lymphoïde. Dans le cartilage épiglottique on voit le réseau conjonctif comprenant dans ses mailles de nombreuses cellules adipeuses ; au centre, quelques amas glandulaires, sur les bords, des nids de cellules cartilagineuses.

Fig. 5. — *Lemur varius.* — Réseau conjonctif du cartilage épiglottique (Bouin, Hém. au fer, Van Gieson). En haut, le périchondre : entre les faisceaux conjonctifs, des cellules adipeuses vides de leur contenu.

Fig. 6. — *Lemur varius.* — Réseau élastique de l'épiglotte (Bouin, orcéine).

Fig. 7. — *Lemur varius.* — Cartilage du pli musculaire ; remarquer les amas glandulaires, comme dans le cartilage épiglottique.

Fig. 8. — *Lemur varius.* — Sac laryngo-trachéal ; coupe transversale (Bouin, orcéine). Cette coupe met en évidence le réseau élastique qui se présente sur la figure en noir foncé. Remarquer aussi immédiatement au-dessous de l'épithélium une mince couche de fibres élastiques.

Fig. 9. — *Lemur catta.* — Coupe longitudinale de l'épiglotte (pièce de collection). On aperçoit distinctement le périchondre, le réseau conjonctivo-élastique, les cellules adipeuses et les nids de cellules cartilagineuses, qui sont plus régulièrement distribuées que chez *L. varius.*

Fig. 10. *Galago senagalensis.* — Coupe longitudinale du cartilage épiglottique (pièce de collection). Cartilage élastique typique, comparer aux figures 4 et 9.

Fig. 11. — *Chiromys madagascarensis* jeune. — Coupe transversale de l'amygdale palatine (pièce de collection). On y observe un reste de la fosse supratonsillaire, particulièrement développé chez cet individu.

Fig. 12. — *Chiromys madagascarensis.* — Coupe transversale de la moitié droite du pharynx ; en * pilier postérieur ; remarquer la pénétration de quelques faisceaux musculaires dans ce pilier.

Fig 13. — *Hapalemur griseus.* — Coupe longitudinale du larynx ; *v.s.*, vestibule ; remarquer les glandes qui forment sa paroi latérale, *r.t.* repli aryténo-thyroïdien ; au-dessous, le cartilage de Wrisberg (+ cartilage corniculé, soudés) ; *b.v.* bande ventriculaire ; son ligament est bien individualisé ; *p.m.*,

pli musculaire avec son cartilage *c v.*, corde vocale. Cette coupe passe assez en arrière et à ce niveau le muscle thyro-aryténoïdien inférieur *t*, qui s'insère sur l'apophyse vocale, est presque complètement épuisé.

PLANCHE VII

Fig. 1. — *Tarsius spectrum.* — Larynx, coupe frontale, montrant l'envahissement glandulaire *g.* ayant séparé de l'épiglotte *e.* un nodule cartilagineux contenu dans la bande ventriculaire *b.v.* ; voir également le m. thyro-ary. supérieur *m.s.* bien séparé du thyro-aryténoïdien inférieur *m.i.* dont on voit l'insertion sur l'apophyse vocale ; *c.v.*, corde vocale ; *v.*, ventricule de Morgagni.

Fig. 2. — *Galago senegalensis.* — Larynx, coupe frontale. Constater que le ventricule *v.* est creusé dans du tissu glandulaire ; *c.v.*, corde vocale ; *b.v.*, bande ventriculaire ; *v.*, ventricule ; *g*, glandes ; *m.s.*, muscle thyro-aryténoïdien supérieur ; *m.i.* muscle thyro-ary. inférieur.

Fig. 3. — *Galago senegalensis.* — Coupe sagittale passant plus en avant que la précédente et montrant l'insertion de l'épiglotte sur le thyroïde, ainsi que l'envahissement glandulaire de la base de l'épiglotte ; *e*, épiglotte *b.v.*, bande ventriculaire, *th.*, thyroïde ; *g.*, glandes.

Fig. 4. — *Lemur varius.* — Larynx, coupe frontale : *e.*, épiglotte à la base, un amas lymphoïde, *v.s.*, vestibule du larynx ; remarquer que sa paroi externe est formée par des glandes ; *r.t.*, repli ary-thyroïdien ; *b.v.*, bande ventriculaire ; *b.m.*, bande musculaire et cartilage ; *m.s.*, muscle thyro-ary. supérieur ; *m.i.*, muscle thyro-ary. inférieur contenu dans la corde vocale où l'on voit également l'apophyse vocale ; *v.*, ventricule de Morgagni.

Fig. 5. — *Microcebus minor.* — Larynx, coupe frontale passant très en avant par la base de l'épiglotte ; *v.s.*, vestibule ; *b.v.*, bande ventriculaire ; remarquer sa forme massive, arrondie et l'absence de repli ary-thyroïdien ; *b.m.*, pli musculaire avec son cartilage ; *c.v.*, corde vocale ; *v.*, ventricule. Noter la séparation très nette des thyro aryténoïdiens supérieur et inférieur ; *c.v.*, corde vocale.

Fig. 6. — *Hapalemur griseus.* — Cette figure fait suite à la fig. 13. Pl. VI ; coupe frontale du larynx passant plus en arrière que la précédente. Le cartilage de la bande musculaire est soudé à l'aryténoïde *ar.* ; le cartilage de Wrisberg (+ corniculé) est encore visible sous *r.t.* ou repli ary-thyroïdien ; *v.s.*, vestibule du larynx ; *b.v.*, bande ventriculaire ; en * bord de la corde vocale.

Fig. 7. — *Chiromys madagascarensis.* — Coupe longitudinale du larynx (pièce de collection) ; *e.*, épiglotte, remarquer les amas glandulaires à la base du cartilage épiglottique ; *r.t.*, replis *représentant* le repli ary-thyroïdien ; de *r.t.* à * région représentant la bande ventriculaire et le pli musculaire ; de * à *t.a.i.*, région représentant la corde vocale ; * sillon représentant le ventricule de Morgagni ; *m.s.*, muscle thyro-aryténoïdien supérieur ; *m.i.*, muscle thyro-ary. inférieur.

Fig. 8. — *Lemur varius.* — Coupe de l'amygdale palatine dans une région où l'épithélium est envahi par les leucocytes ; il s'est formé une cavité résultant de la destruction des cellules épithéliales, dans laquelle on voit encore un certain nombre de ces cellules vacuolisées et devenues transparentes.

TABLE DES MATIÈRES

Pages.

INTRODUCTION 227

PREMIÈRE PARTIE

Historique. — PHARYNX 230
LARYNX 231

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE I. — **Tarsiidés.** — PHARYNX 235
LARYNX 236
II. — **Galagidés.** — PHARYNX 245
LARYNX 248
III. — **Nycticébidés.** — PHARYNX 253
LARYNX 255
IV. — **Lémuridés.** — A. — *Lemur varius* (Is. Geoff.) :
PHARYNX 257
LARYNX 267
ANATOMIE MICROSCOPIQUE DU LARYNX. 274
SAC LARYNGO-TRACHÉAL 283
B. — *Hapalemur griseus* (E. Geoff.) 288
C. — *Microcebus minor* (E. Geoff.) 290
V. — **Indrisidés.** — PHARYNX 293
LARYNX 294
VI. — **Chiromyidés.** — PHARYNX 295
LARYNX 298

TROISIÈME PARTIE

Résumé général et Conclusions. — PHARYNX 303
LARYNX 304
BIBLIOGRAPHIE 314
EXPLICATION DES PLANCHES 316

ERRATUM

au Tome XVIII des *ANNALES DES SCIENCES NATURELLES (ZOOLOGIE)*

Dans le mémoire : *Contribution à la Biologie des Chermes*, par P. Marchal, *pages 164 et 165* :

La figure placée à la page 164 correspond à la légende de la page 165 et, inversement, la figure placée à la page 165 correspond à la légende de la page 164.

A. E. F. MALARD

1859-1914

NÉCROLOGIE

A.-E.-F. MALARD (1859-1914)

Paroles prononcées par R. Anthony, directeur-adjoint du laboratoire maritime du Muséum d'Histoire naturelle, sur la tombe de A.-E.-F. Malard, à Saint-Vaast-la-Hougue, le 10 février 1914.

Je viens au nom du directeur du Muséum d'Histoire naturelle, des fonctionnaires de cet établissement, des nombreux amis que Malard comptait à Paris et dans l'enseignement supérieur, de tous les travailleurs qui se sont succédé au laboratoire de Tatihou depuis sa fondation et qui ont pu si largement profiter de ses conseils, apporter ici à la famille de celui qui nous quitte le témoignage de notre vive sympathie dans l'épreuve douloureuse qu'elle traverse et l'assurance de la grande part que nous prenons à son deuil et à son chagrin.

André-Eugène-Frédéric Malard, né à Charleville le 30 avril 1859, appartenait à une famille d'universitaires. Son père était principal du collège de sa ville natale. Allié à Alphonse Milne-Edwards, il était le petit-neveu de Constant Dumeril qui fut professeur d'Ichthyologie et d'Herpétologie au Muséum d'Histoire naturelle et Directeur de cet établissement.

Un tel atavisme poussa invinciblement Malard vers les études biologiques. Il fut successivement répétiteur au lycée de Vendôme, au lycée Saint-Louis, à Paris, au lycée d'Auch, où il occupa ensuite les fonctions de professeur suppléant. Devenu licencié ès sciences en 1884, nous le suivons à la Faculté des Sciences de Paris, où il est nommé préparateur, puis au laboratoire du professeur Marion, à Marseille, où il s'est fait attacher pour se livrer à des recherches scientifiques personnelles.

C'est là que Malard fit son apprentissage de biologiste de

la mer. C'est là aussi que le rencontra M. Edmond Perrier, Directeur actuel du Muséum d'Histoire naturelle.

Nous sommes en 1888... Sous l'impulsion de Milne-Edwards, de Quatrefages, de Lacaze-Duthiers, d'Edmond Perrier lui-même, les études de Zoologie marine prenaient l'essor qui les a conduits à de si importantes découvertes. Le besoin de laboratoires maritimes se faisait partout et de plus en plus sentir. Edmond Perrier avait choisi comme emplacement de celui du Muséum ce point de la presqu'île du Cotentin où l'Océan finit et où commence la Manche. L'île Tatihou, qui contenait un vieux lazaret désaffecté, était mise à sa disposition. Mais pour mener à bien l'entreprise de fonder là un laboratoire, il fallait un collaborateur qui fût non seulement un homme de science expérimenté, mais qui eût aussi l'abnégation de s'exiler dans cette solitude, le courage d'entreprendre une œuvre où tout était à créer. Ce fut Malard qui fut cet homme. Il fonda avec Edmond Perrier le laboratoire de Tatihou.

A cette époque, il n'en était point comme aujourd'hui : il n'y avait guère alors de modèles qu'on puisse suivre. Malard parcourut à ses frais les pays du Nord, l'Angleterre et l'Écosse, qui se trouvant alors plus avancés que la France dans l'étude de la Biologie de la mer, possédaient déjà de nombreux laboratoires maritimes. Il revint avec des plans et avec des idées, et c'est ce qu'il avait vu, à Dunbar notamment, qui inspira les détails de la construction de l'important établissement de pisciculture que possède seul entre tous les laboratoires maritimes français notre laboratoire de Tatihou.

Jusqu'à son dernier jour Malard vécut dans ce laboratoire qu'il avait si largement contribué à établir. Au cours de ses longues années de séjour ininterrompu, il avait acquis une connaissance complète, intégrale peut-on dire, de la faune et de la flore de cette côte. C'est cette connaissance qui lui permit d'établir peu à peu le Musée que le laboratoire possède et qui facilite dans une si large mesure les recherches des travailleurs qui nous visitent. C'est aussi cette connaissance qui l'amena à des découvertes zoologiques de première importance parmi lesquelles je me bornerai à citer celle de ce curieux mollusque parasite des Synaptes (Entovalva Perrieri), dont on ne trouve

d'analogue dans aucune mer d'Europe et qui se rapproche seulement d'un animal rencontré une seule fois dans la baie de Zanzibar.

Si la pisciculture marine devient un jour une source de richesse industrielle, ceux qui en profiteront devront se rappeler que Malard est ûn de ceux auxquels ils doivent le plus.

Le premier il osa s'attaquer au problème de l'élevage du Turbot, poisson dont la culture serait la plus rémunératrice mais qui se trouve être aussi le plus difficile à élever. Ses efforts furent couronnés de succès : non seulement ce fut lui qui obtint le premier (17 juillet 1899) la ponte du turbot en captivité, mais encore il l'obtint à volonté, peut-on dire. Bien plus, c'est seulement dans les bassins qui furent construits sur ses plans et dans ce but que la ponte du turbot a pu être obtenue par d'autres. On ne saurait oublier que c'est Malard, à Saint-Vaast la-Hougue, qui fit faire le premier pas à la Rhombiculture. Par cela seul son nom persistera.

Il s'attacha aussi aux études de Plankton dont l'importance est si considérable, comme nous le savons, au point de vue de la connaissance du régime des poissons migrateurs et des conditions scientifiques de leur pêche. En 1898 et 1899 il collaborait personnellement à la Commission hydrographique de Suède pour l'exploration de l'océan Atlantique, alors que la France n'était point officiellement représentée à la Commission internationale d'exploration de la mer.

Malheureusement Malard était un modeste. Il ne recherchait point les honneurs et préférait à tout la solitude et l'isolement. Nous devons regretter sa trop grande modestie. Il laisse dans ses cartons une étude de la Faune et de la Flore de la baie de la Hougue comme on n'en fit jamais pour aucune autre région de nos côtes. Par un scrupule que nous déplorons et et que nous aurons à déplorer de plus en plus à mesure que s'écouleront les années, il en différait toujours la publication, voulant toujours compléter certains points de détail, parvenir à une perfection définitive dont lui seul, avec la science si complète qu'il possédait de ce sujet, pouvait concevoir le terme.

Malard était aussi un brave homme. Il prodiguait à chacun et sans réticence ses conseils, et je crois le voir encore, par

tous les temps, par le vent, par la pluie, conduire chaque jour, avec un courage inlassable, les excursions de nos travailleurs.

Là, entouré de ses élèves, il les faisait profiter de sa longue expérience, rendait leur tâche ultérieure facile, et beaucoup d'entre eux peuvent actuellement se dire aujourd'hui qu'ils lui doivent la possibilité qu'ils ont eue de mener à bien de difficiles travaux.

Samedi matin Malard, jeune encore, tombait brutalement frappé d'une mort si subite qu'il n'eut pour ainsi dire pas le temps de souffrir.

Que cette pensée réconforte dans la faible mesure du possible ceux qu'il quitte, sa famille qui perd en lui son soutien, et ses nombreux amis qui ont tenu à venir lui dire un dernier adieu.

R. Anthony.

Saint-Vaast-la-Hougue, 10 février 1914.

LISTE DES PRINCIPAUX TRAVAUX SCIENTIFIQUES DE A.-E.-F. MALARD

Sur la structure des glandes salivaires sécrétrices d'acide sulfurique chez les Tænioglosses carnassiers (*Bull. de la Soc. Philomathique de Paris*, 8 janvier 1887).

Sur le système glandulaire œsophagien des Tænioglosses carnassiers (*Bull. de la Soc. Philomathique de Paris*, 22 janvier 1887).

Catalogue des poissons des côtes de la Manche dans les environs de Saint-Vaast (*Bull. Soc. Philomathique de Paris*, 1890).

Le Laboratoire maritime du Muséum de Paris (*Le Naturaliste*, 1er septembre 1895).

Les relations à établir entre les divers laboratoires maritimes pour les recherches demandant comparaison (*Congrès international de Zoologie, Cambridge*; avec M. Edm. Perrier, 1898).

Sur les relations à établir entre les différents laboratoires maritimes pour l'étude de certaines questions de Biologie générale des êtres marins (*Congrès international de Zoologie, Cambridge*, 1898; avec M. Edm. Perrier).

Sur le développement de la pisciculture du Turbot (*C. R. Acad. des Sc.*, 17 juillet 1899).

Des variations mensuelles de la Faune et de la Flore maritimes de la Baie de la Hougue (*Bull. Mus. Hist. naturelle*, 1902, n° 3, p. 190).

Les méthodes statistiques appliquées à l'études des animaux marins (*Bull. Mus. Hist. naturelle*, 1903, n° 6, p. 267).

Sur un Lamellibranche nouveau, parasite des Synaptes (*Bull. Mus. Hist. naturelle*, 1903, n° 7, p. 342).

Le Laboratoire maritime du Muséum à l'île Tatihou (Extrait de *Cherbourg et le Cotentin*, volume publié à l'occasion du Congrès de l'A. F. A. S. à Cherbourg, 3, 10 août 1905).

Les méthodes statistiques appliquées à l'étude des variations des coquilles turbinées (Buccins) (*Bull. Mus. Hist. naturelle*, 1906, n° 5, p. 321).

Sur la présence à mer basse de Corymorpha nutans, sur une plage à l'île Tatihou (*Bull. Mus. Hist. naturelle*, 1907, n° 7, p. 563).

Les nouvelles galeries de Zoologie du Muséum de Paris (*Le Naturaliste*).

Sur les organes segmentaires de quelques vers de terre (par Beddard, prosecteur à la Société Zoologique de Londres, traduit par A.-E. Malard (*Bulletin de la Société Philomathique de Paris*).

Tables analytiques des *Annales des Sciences naturelles* (Zoologie), 7e et 8e séries.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

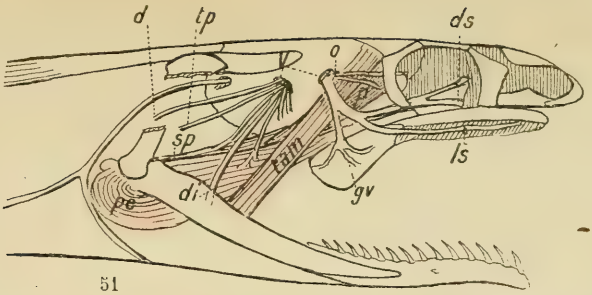
Anatomie comparée de la tête et de l'appareil venimeux chez les serpents, par Mme M. Phisalix 1
Variations expérimentales en fonction du régime alimentaire, par A. Magnan 115
Études sur les Lémuriens. — I. *Le larynx et le pharynx*, par M. Kollmann et L. Papin 227
Nécrologie : A.-E.-F. Malard, par R. Anthony ..... I à V

PLANCHES HORS TEXTE

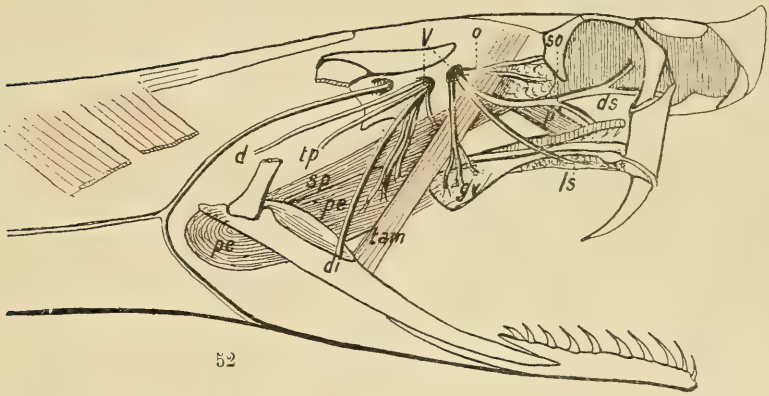
CONTENUES DANS CE VOLUME

Planches I à V. — Anatomie de la tête et de l'appareil venimeux chez les serpents (M. Phisalix).
Portrait de A.-E.-F. Malard.

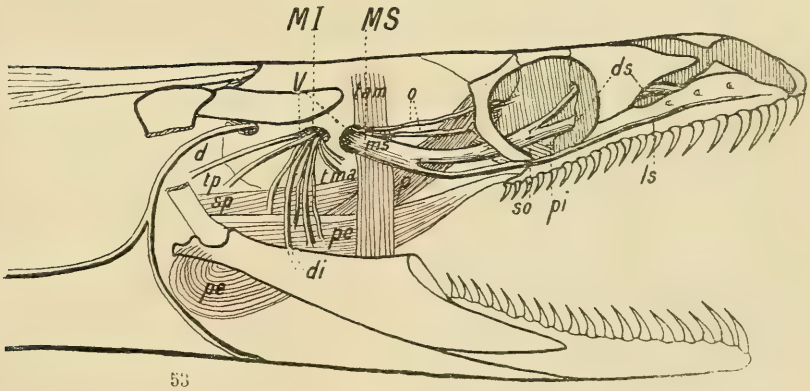
6377-13. — Corbeil. Imprimerie Crété.



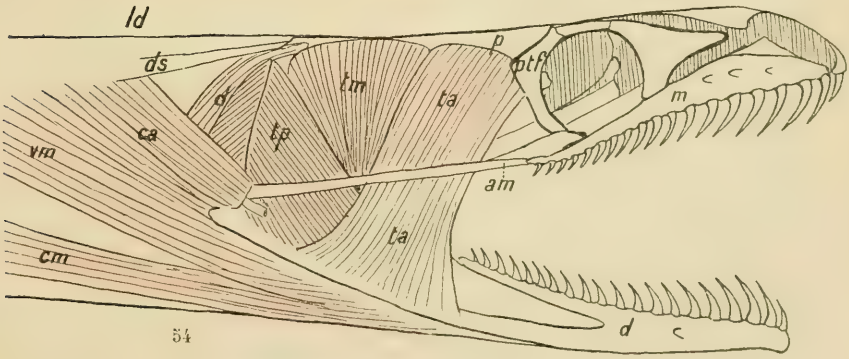
51



52

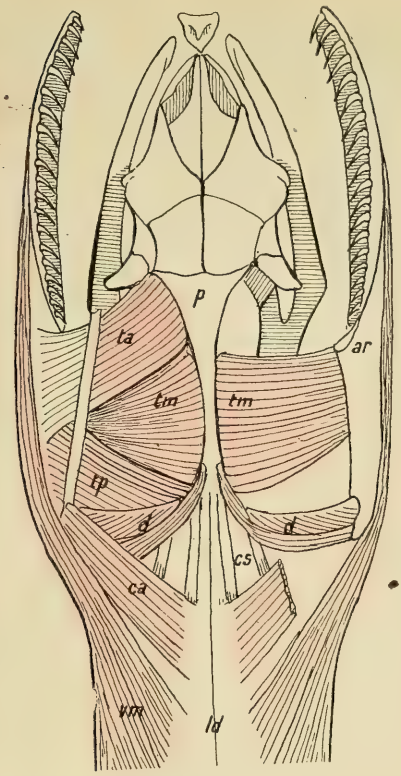


53

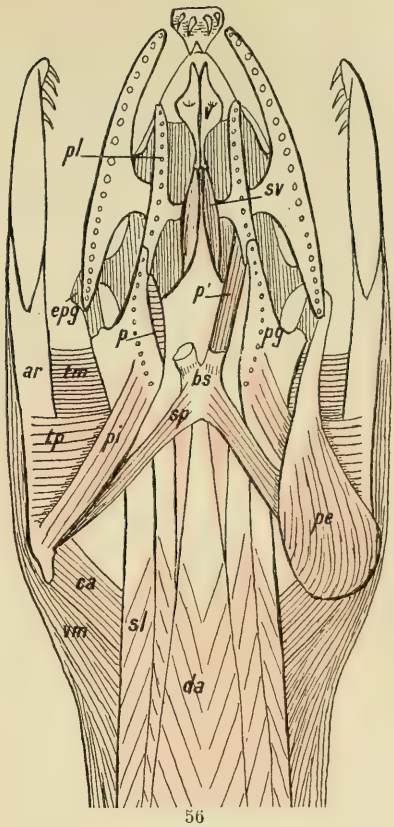


54

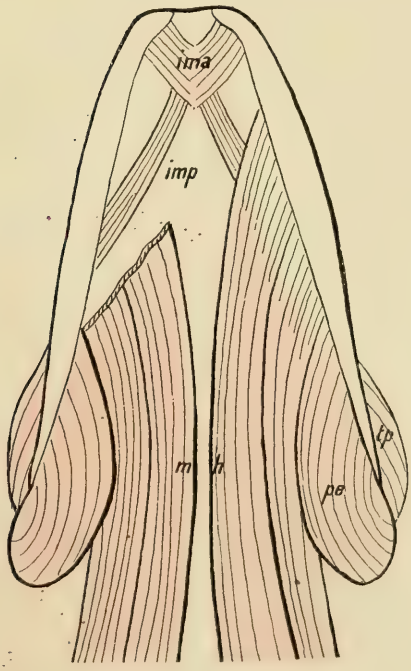
M. Phisalix del. *Masson et Cie, Éditeurs.*



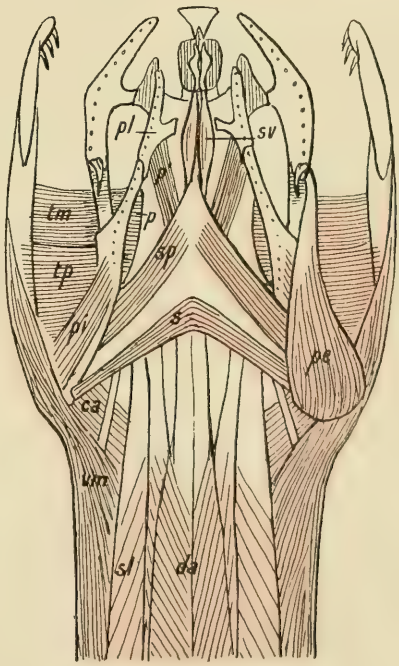
55



56



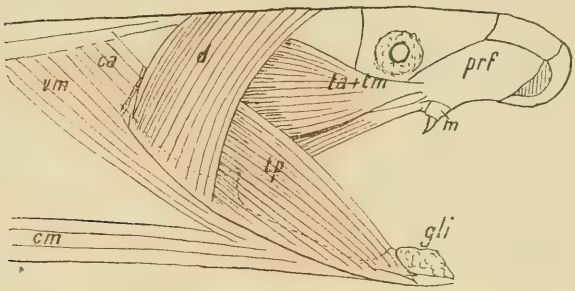
57



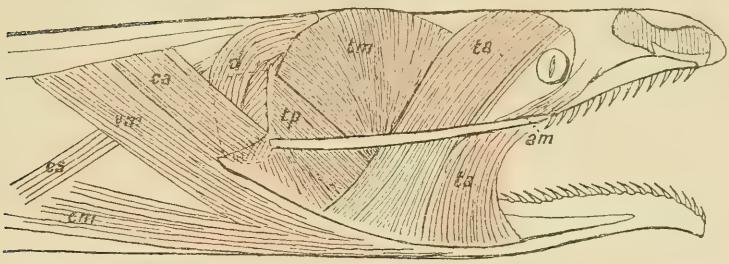
58

M. Phisalix del. *Masson et Cie, Éditeurs.*

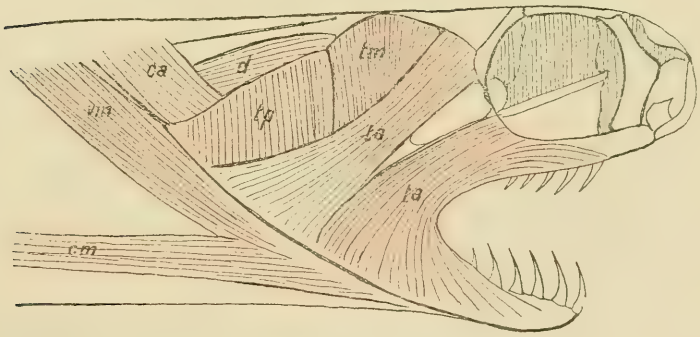
59



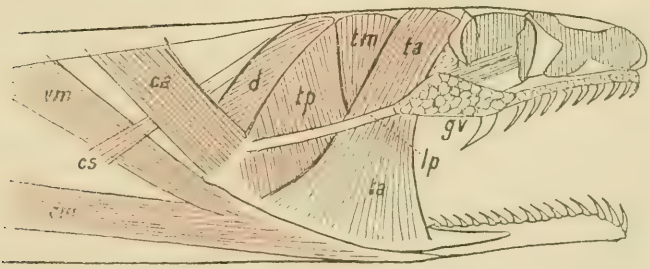
60



62

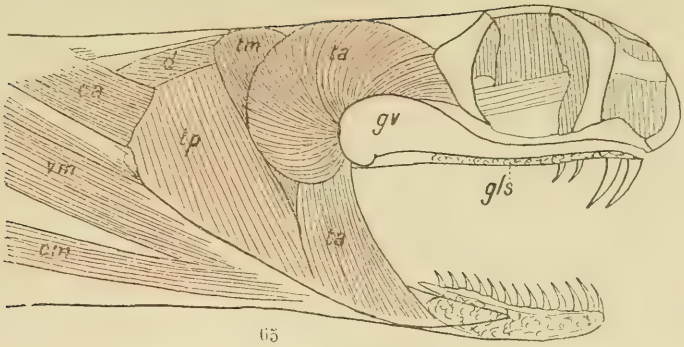


63

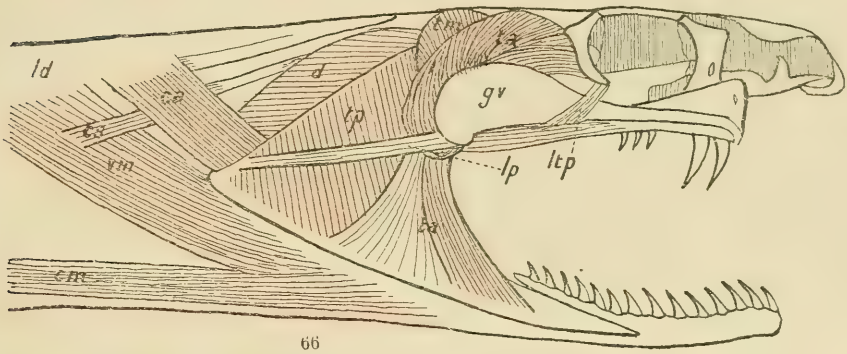


64

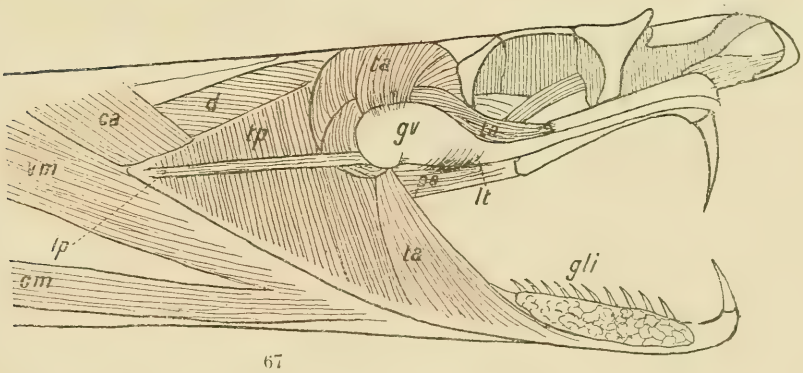
M. Phisalix del. Masson et Cie, Éditeurs.



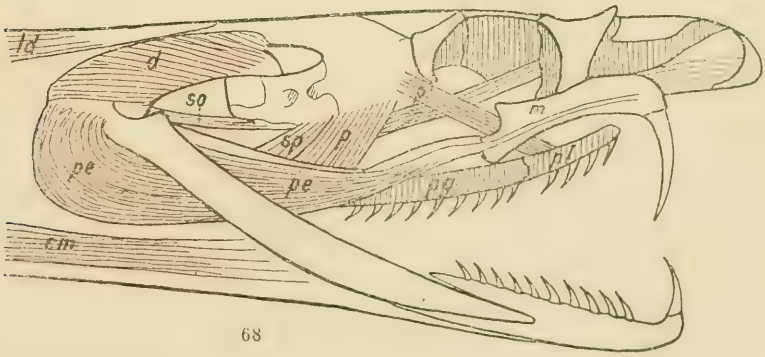
65



66

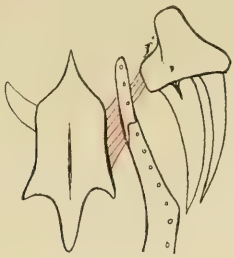


67

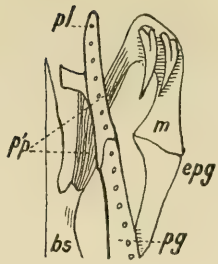


68

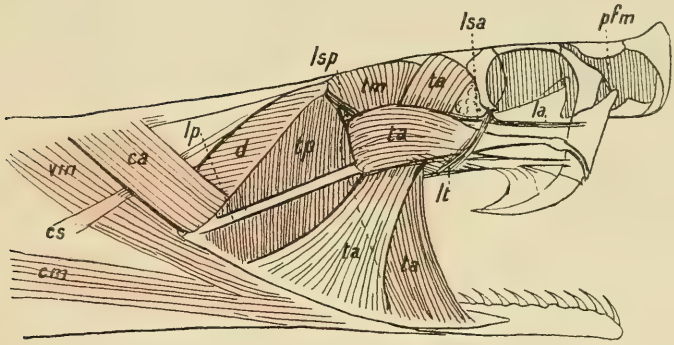
M. Phisalix del. *Masson et Cie, Éditeurs.*


r

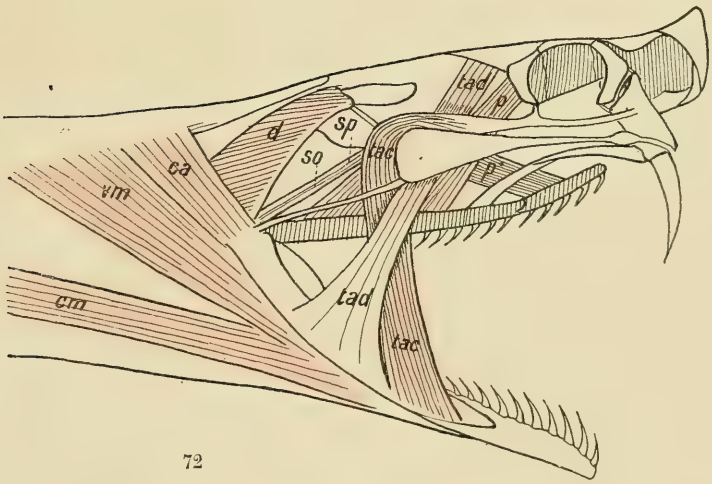
69


pl
pp
m
epg
bs
pg

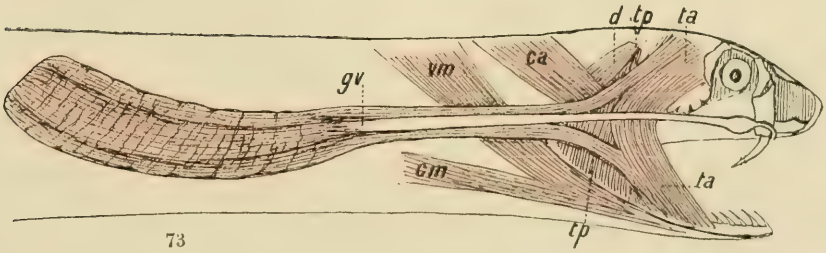
70


lsa
pfm
lsp
lm
ta
la
lp
d
tp
ta
vm
ca
lt
cs
ta
ta
cm

71

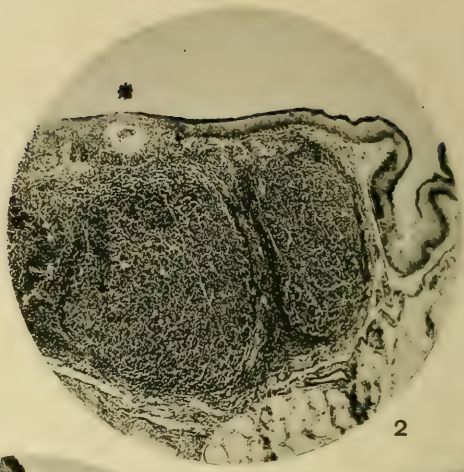

tad
p
d
sp
so
tac
ca
vm
p
cm
tad
tac

72

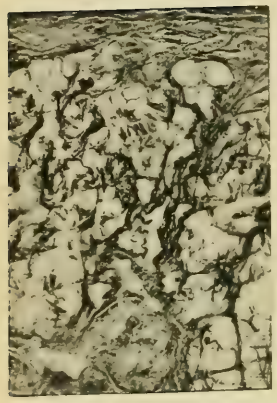

d
tp
ta
vm
ca
gv
cm
ta
tp

73

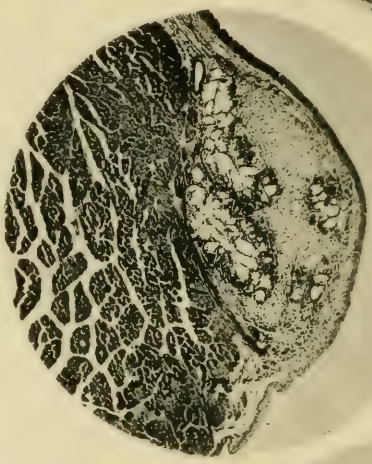
1



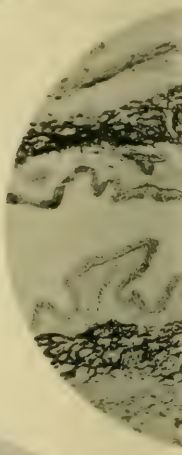
2



5



7



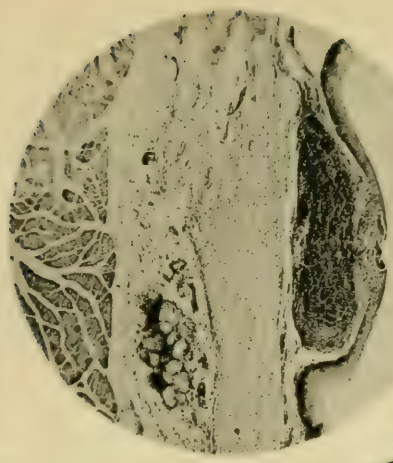
10

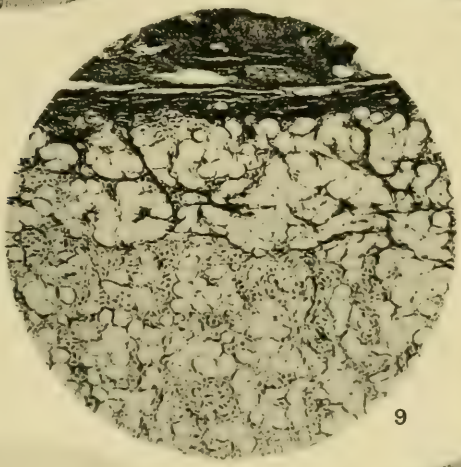
11

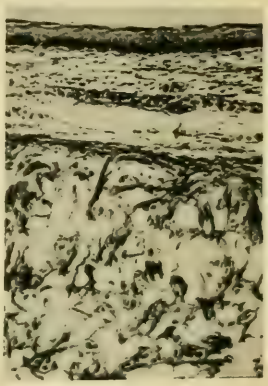
M. Kollmann, phot.

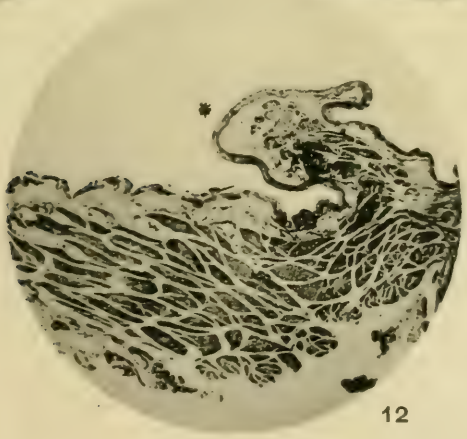
PHARYNX ET LAR

Masson d









Phototypie Berthaud, Paris.

X DES LÉMURIENS

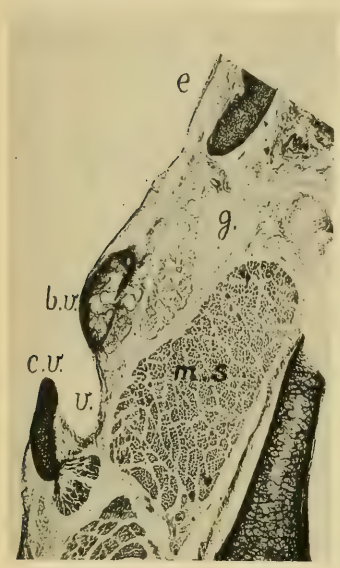
Éditeurs

M. Kollmann, phot.

Phototypie Berthaud, Paris.

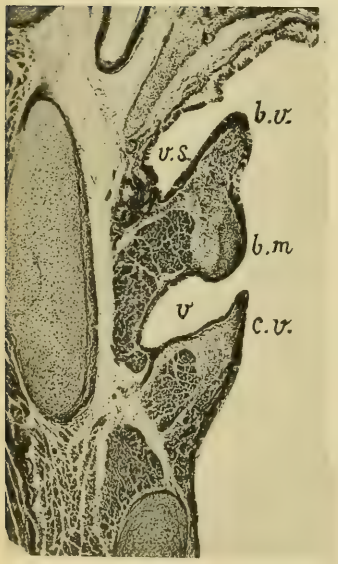
PHARYNX ET LARYNX DES LÉMURIENS

Masson & Cie, Éditeurs



1

2



5

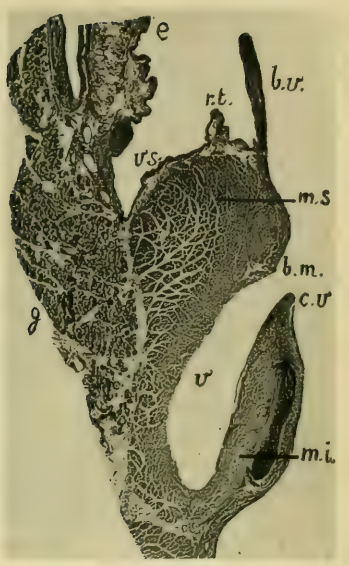
6

M. Kollmann, phot.

PHARYNX ET LARY

Masson & C

3



4

7

8

Phototypie Berthaud, Paris.

DES LÉMURIENS

iteurs.

1

2

3

4

5

M. Kollmann, phot.

6

7

8

Phototypie Berthaud, Paris.

PHARYNX ET LARYNX DES LÉMURIENS

Masson & Cie, Editeurs.

MASSON ET CIE, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120 — PARIS — VIe ARR.

Vient de paraître :

ELECTRONIQUE ET BIOLOGIE

PAR LE

Dr P. ACHALME

DIRECTEUR DU LABORATOIRE COLONIAL DU MUSÉUM
ANCIEN CHEF DE CLINIQUE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

1 volume grand in-8 de 728 pages ..... **18** fr.

ÉTUDES SUR LES ACTIONS CATALYTIQUES,
LES ACTIONS DIASTASIQUES
ET CERTAINES TRANSFORMATIONS VITALES DE L'ÉNERGIE

PHOTOBIOGÉNÈSE; ÉLECTROBIOGÉNÈSE; FONCTION
CHLOROPHYLLIENNE

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Anatomie comparée de la tête et de l'appareil venimeux chez les serpents, par Mme M. Phisalix 113

Variations expérimentales en fonction du régime alimentaire, par A. Magnan 115

Études sur les Lémuriens. — I. *Le larynx et le pharynx*, par M. Kollmann et L. Papin 227

Nécrologie : A.-E.-P. Malard, par R. Anthony.

PLANCHES HORS TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

Anatomie de la tête et de l'appareil venimeux chez les serpents (Mme Phisalix), planches I à V.

Portrait de A.-E.-P. Malard.

6377-13. — Corbeil. Imprimerie Crété.

P 536

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01355 1890